ANNALES DES ÉPIPHYTIES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA LIMITATION DES PULLULATIONS DE COCHENILLES-DIASPINES

par Claude BÉNASSY

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
5 MAR 1963
NSP
RAN
MM

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/annales-de-zoologie-ecologie-animale_1961_12_supplement_0

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

Volume 12 1961 Numéro hors série

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA LIMITATION DES PULLULATIONS DE COCHENILLES-DIASPINES

par Claude BÉNASSY

Station de Zoologie agricole et de lutte biologique,
Centre de recherches agronomiques de Provence, Antibes.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA LIMITATION DES PULLULATIONS DE COCHENILLES-DIASPINES

C. BÉNASSY

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

CHAPITRE PREMIER

PRÉCISIONS APPORTÉES A LA BIOLOGIE DE L'HÔTE.

1. — Le cycle évolutif.
   A) Rappel du cycle biologique des Diaspines.
   B) Méthodes employées.
   C) Caractéristiques du cycle annuel de chacune des espèces.
      a) Chez *Pseudaulacaspis pentagona* TARG.
      b) Chez *Quadraspidiotus perniciosus* COMST.
      c) Chez *Aulacaspis rosae* BOUCHÉ.
2. — La dispersion.
   A) Répartition des Diaspines sur le végétal-hôte.
   B) Étude expérimentale de la dispersion chez *P. pentagona*.
3. — La ponte
   A) Ses modalités dans chacune des espèces.
   B) Influence de l'accouplement. Variations observées.
4. — Importance de l'alimentation.

CHAPITRE II

ANALYSE DES FACTEURS RÉGLANT LA PULLULATION DES TROIS ESPÈCES CONSIDÉRÉES.

1. — Étude d'*A.rosae* dans son milieu naturel.
   A) Mise en évidence et répartition des divers éléments en présence.
      a) Le milieu physique.
         1° Caractéristiques climatiques.
         2° Le microclimat des cultures.
      b) Le milieu biologique.
         1° La plante-hôte.
         2° Les ennemis naturels
            — Méthodes d'étude.
            — Les espèces présentes.
            — Leur répartition
               dans l'espace,
               dans le temps.
   B) Évolution comparée de ce complexe biologique dans les deux biotopes considérés.
      a) Méthodes d'étude employées.
         1° Estimation de la densité de population par le nombre de Cochenilles au cm².
         2° Études morphologiques préalables.
            — Étude morphologique des jeunes stades embryonnaires des différents parasites.
               l'œuf
               les jeunes larves.
            — Étude morphologique de l'hôte parasité.
         3° Dénombrements réguliers.

b) Variations de la densité de population en cours de saison.
c) Interaction de la plante-hôte et des ennemis naturels sur l'importance numérique de la Cochenille, sous l'action du climat.
1° Principe et méthode de représentation graphique.
2° Évolution d'ensemble de chaque population dans l'espace et dans le temps.
3° Action de la plante-hôte.
4° Action de la mortalité naturelle climatique.
— Mortalité hivernale.
— Mortalité estivale.
5° Action du parasitisme.
Cas d'*Arrhenophagus chionaspidis.*
— Variations de son importance numérique saisonnière.
— Cycle évolutif.
. Ses caractéristiques
. Ses modifications ; leur place vis-à-vis du cycle végétatif de la plante
— Interprétation générale : efficacité parasitaire dans le temps, dans l'espace.
Cas des autres parasites.
— Cas de *Pteroptrix dimidiatus.*
Variation de son importance numérique.
. dans le temps.
. dans l'espace.
— Cas des « Encyrtides ».
Variations de leur importance numérique.
. dans le temps
. dans l'espace.
— Cycle évolutif
Conclusion.
2. — Étude écologique comparée de *Quadraspidiotus perniciosus.*
A) La mortalité naturelle.
B) Le parasitisme.
a) Les parasites indigènes.
1° *Aphytis proclia* : variations de son importance numérique saisonnière.
2° Les « endophages » : variations de leur importance numérique saisonnière.
b) Les parasites importés
1° *Prospaltella perniciosi* : variations de son importance numérique saisonnière.
2° *Prospaltella fasciata* : particularités de son cycle évolutif
c) Conclusions
3. — Étude écologique comparée de *Pseudaulacaspis pentagona.*
A) La mortalité naturelle
B) Le parasitisme
4. — Conclusion relative à l'importance de l'action des divers facteurs analysés.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE QUELQUES PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES CHEZ LES PARASITES.
A) Comportement de ponte, exigences écologiques.
B) Déterminisme de la croissance endoparasitaire.
C) Parasitisme secondaire
D) Compétition pour la possession d'un même hôte.
a) La compétition intergénérique : *Aphytis-Prospaltella.*
b) La compétition interspécifique : *P. perniciosi, P. fasciata*
CONCLUSION : EFFICACITÉ DES ENNEMIS NATURELS EN FONCTION DU CLIMAT.

INTRODUCTION

Tout insecte, dans son pays d'origine et son milieu naturel de développement, possède à son contact une faune complexe d'ennemis naturels dits « entomophages » qui évolue à ses dépens.

Le résultat de l'interférence de leur activité avec celle de l'insecte associé est l'installation, puis le maintien entre les deux éléments, d'un état d'équilibre, susceptible néanmoins de fluctuer entre certaines limites sous l'influence de diverses causes du milieu.

Parmi les préoccupations de la *lutte biologique* qui groupe *l'ensemble des méthodes destinées à détruire les insectes nuisibles par l'utilisation rationnelle de leurs ennemis naturels*, le désir de créer ces équilibres en faveur d'entomophages par leur introduction dans un milieu nouveau, domine dès le début les essais. Cette notion de déplacement d'insecte est en effet à la base des quelques résultats spectaculaires obtenus depuis soixante-dix ans environ dans diverses contrées, par l'acclimatation d'ennemis naturels originaires des mêmes régions que leur hôte ou leur proie.

Chez les Cochenilles, par exemple, le premier en date, cas de *Novius cardinalis* Muls. introduit d'Australie en Californie en 1889 pour lutter contre *Icerya purchasi* Mask. (Imms, 1931), a été le prélude à bon nombre d'essais ultérieurs. Pour quelques-uns positifs tels ceux de *Cryptognatha nodiceps* Marsh. utilisé par Taylor (1935), dans la lutte contre *Aspidiotus destructor* Sign., de *Prospaltella berlesei* How., parasite spécifique de *Pseudaulacaspis pentagona* Targ., employé par Berlese (1915), ou de diverses espèces d'*Aphytis*, importées d'Orient (De Bach, 1960), pour lutter contre *Aonidiella aurantii* Mask., beaucoup se soldèrent par un échec. A l'engouement du début fit place le scepticisme qui jeta le discrédit et provoqua la critique sévère des méthodes employées, car l'empirisme qui présida aux réussites initiales, s'il permit de constater les échecs ultérieurs, se montra incapable d'en révéler les causes.

Les nombreux auteurs qui tentèrent, depuis plus de trente ans déjà de les analyser, en vinrent, par l'énoncé de lois basées sur l'importance d'observations personnelles portant sur un grand nombre de cas, à vouloir plier des faits biologiques à des formules mathématiques qui permettaient la prévision en matière de lutte biologique.

Malgré ces lois, de nouveaux essais peu satisfaisants amenèrent alors à prendre conscience de la nécessité d'entreprendre des études de base indispensables, préconisées entre autre par De Bach (1951) et Taylor (1955), sur les facteurs gouvernant les fluctuations d'insectes, si l'on voulait avancer.

L'étude numérique de celles-ci et l'examen des mécanismes de régulation naturelle constituent : *la dynamique des populations*.

Dans ce chapitre particulier de l'écologie, nous enregistrons d'abord que les *populations* définies par Milne (1960), comme *des groupes d'individus d'une même*

espèce, située en un lieu déterminé, passent successivement dans le temps par une série de minima et de maxima d'amplitude variable. A la *phase de pullulation,* où l'on assiste à l'augmentation progressive du nombre d'individus, fait suite la *phase de régression* qui, généralement brève et brutale, ramène l'importance de la population à un niveau très bas, son niveau initial. Puis, l'analyse de ces fluctuations nous montre qu'elles sont le résultat de l'interaction d'un ensemble de facteurs propres, soit à l'espèce observée, soit à son milieu d'existence (SCHWERDTFEGER, 1941).

Les variations liées à la biologie de l'espèce en fonction du milieu apparaissent comme négligées par la plupart des auteurs qui voient avant tout dans l'interaction de l'espèce et de ses ennemis naturels, la cause déterminante des particularités observées. C'est l'idée qui se dégage des travaux variés, inspirés par les diverses théories qui s'affrontent, sur des questions de définitions parfois, dans l'explication de l'évolution naturelle de ces populations (VOLTERRA 1926 ; NICHOLSON, 1933, 1960 ; VARLEY, 1960 ; MILNE, 1957, 1959).

Cependant, la plupart des travaux qui leur sont consacrés ont été conduits selon l'idée implicite d'une interaction constante entre les constituants de l'association hôte-parasites ou prédateurs-proie, qui omet l'influence possible des facteurs abiotiques du milieu. Ceux-ci peuvent intervenir pourtant d'une façon différente sur les divers membres de l'association. Cette opinion, on doit le reconnaître, n'a pas prévalu jusqu'à ce jour, si l'on considère avec LABEYRIE (1960), l'abondance des travaux consacrés aux études de populations, vis-à-vis de ceux, rarissimes, destinés à mettre en évidence (tel celui de JOURDHEUIL, 1960), l'action du milieu sur les divers constituants des populations étudiées.

Le dédain apporté, en quelque sorte, aux études de ce type, peut trouver une explication, si l'on considère les difficultés rencontrées dans l'observation régulière de biocénoses, quand on veut, connaissant les critiques de SIMMOND (1948) sur la valeur représentative des échantillons prélevés, obtenir une appréciation exacte de l'état d'évolution d'une population et des véritables relations existant entre l'hôte et ses ennemis naturels, par rapport au milieu et entre eux.

La nécessité d'une connaissance approfondie de ces phénomènes est indispensable pour prévoir, comme le souligne PEPPER (1955), l'action des parasites et prédateurs, sur les populations de l'hôte. Mais, elle entraîne dans le cas de complexes biologiques importants de sérieuses difficultés pour mettre en évidence le jeu des divers éléments, car l'accroissement des espèces interférant tend à diminuer la variation des populations, par suite de l'augmentation du nombre des effets compensateurs (SOLOMON, 1949).

Seules peuvent donc être abordées avec quelque chance de les mener à bien rapidement, des études sur des biocénoses comportant un nombre réduit de constituants. Cette limitation du nombre d'espèces en présence offre également l'avantage suivant : il simplifie le travail d'analyse qui doit être conduit dans toute étude de ce genre parallèlement aux observations régulières à l'extérieur, afin de les préciser par la mise en évidence au laboratoire, de l'existence et de la nature des interactions intervenant entre les divers facteurs.

Devant l'absence presque totale des études biocénotiques sur l'influence dans les associations hôte-parasites des facteurs du milieu, réclamées comme base indispensable à tout essai rationnel de lutte biologique dirigée, un travail répondant à cet impératif nous a paru nécessaire.

Il a trait aux Coccides et comporte l'étude écologique comparée en présence de leurs ennemis naturels de trois Cochenilles Diaspines, la première indigène : *Aulacaspis rosae* BOUCHÉ et les deux autres importées : *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. et *Quadraspidiotus perniciosus* COMST., dont les populations se présentent dans chaque cas, de la manière suivante :

L'équilibre biologique établi en France entre *A. rosae*, cochenille eurasiatique (BALACHOWSKY, 1954), et ses ennemis naturels, limite normalement l'évolution numérique de l'espèce et la maintient à un niveau constant.

La multiplication de *P. pentagona*, originaire d'Extrême-Orient, réduite dans le Midi méditerranéen français dès son introduction (VAYSSIÈRE, 1918) par suite de la multiplication simultanée de son parasite spécifique, *Prospaltella berlesei* HOW. (POUTIERS, 1919), possède cependant un aspect différent suivant les régions. Si dans la zone méridionale, l'insecte est pratiquement inexistant dans les conditions naturelles, son parasite freinant efficacement d'une année à l'autre l'importance numérique de son hôte, dans la région lyonnaise, par contre, le parasitisme se révèle insuffisant pour limiter les pullulations de *P. pentagona* (BÉNASSY, 1958*c*).

Depuis sa découverte en 1935 en France sur le littoral méditerranéen (BALACHOWSKY, 1950), la présence de *Q. perniciosus*, Diaspine importée d'Extrême-Orient, de Chine vraisemblablement, (MARLATT, 1906), s'est manifestée en maintes localités. L'insecte occupe actuellement trois autres foyers distincts (VASSEUR et SCHVESTER, 1957), dont les limites exactes de celui du Centre tout au moins, n'ont pu être précisées à ce jour.

De la cochenille indigène, dont l'importance économique se révéle négligeable avec *A. rosae*, nous passons par l'intermédiaire de *P. pentagona*, Diaspine importée, dont l'abondance pratique varie selon les régions, à *Q. perniciosus* cochenille également introduite qui tend à augmenter chaque année la surface de ses foyers de contamination et, pour laquelle, l'étude expérimentale des conditions d'acclimatation de son parasite spécifique *Prospaltella perniciosi* TOW. est en cours (BÉNASSY et BIANCHI, 1960).

Ce caractère de nuisibilité croissante, observée suivant la Diaspine intéressée, nous a dicté le plan adopté pour la partie centrale, consacrée à l'étude des facteurs qui règlent les pullulations des trois espèces considérées. Nous nous y sommes attaché, par une analyse aussi approfondie que possible des différents facteurs intervenant dans chaque cas, à préciser, par rapport aux autres, le rôle des ennemis naturels, en recherchant toutes les fois le caractère et les limites de leur action. C'est là, exception faite du travail de BODENHEIMER (1951) sur les Diaspines nuisibles aux agrumes, l'originalité de celui-ci.

Encadrant cette partie centrale, se situent des précisions apportées à la biologie des hôtes, puis à celle des parasites, nécessaires à l'interprétation des variations enregistrées.

De la comparaison détaillée des éléments retenus au cours de ces trois chapitres, nous sont apparus les groupes de facteurs communs qui règlent la multiplication et l'importance numérique des microhyménoptères entomophages parasites des Cochenilles-Diaspines considérées. Tel était notre but, souhaitant cependant que des études ultérieures orientées dans la même voie viennent parfaire ce travail, afin de lui assurer une plus grande généralité.

CHAPITRE PREMIER

PRÉCISIONS APPORTÉES A LA BIOLOGIE DE L'HÔTE

Les nombreux travaux consacrés jusqu'à ce jour à la dynamique des populations d'insectes, nous ont montré, comme il a été précisé, que les fluctuations successives relevées dans le temps sont le résultat de l'interaction de deux groupes de facteurs :

— les premiers sont relatifs à l'espèce observée ;

— les seconds intéressent son milieu naturel.

Schématiquement, si les premiers qui groupent les potentialités intrinsèques de l'Insecte sont favorables au développement et à l'accroissement numérique de l'espèce, les seconds, au nombre desquels le climat et les ennemis naturels sont les plus importants, agissent comme facteurs adverses ou limitants.

Sans vouloir pour autant procéder à une étude biologique poussée ou détaillée de chacune des Cochenilles envisagées, nous avons été amené à préciser l'évolution exacte des trois, pour y rapporter les périodes d'activité et les stades évolutifs des autres espèces de la biocénose.

Ces données préliminaires, base de l'étude entreprise, sont donc axées sur celles du cycle évolutif et de quelques caractères de l'éthologie de chaque Cochenille, susceptibles d'avoir une certaine importance vis-à-vis des facteurs abiotiques de régression ou vis-à-vis des entomophages.

I. — LE CYCLE ÉVOLUTIF

A. — Rappel du cycle biologique des Diaspines.

L'évolution des Cochenilles Diaspines est dominée par le fait que leur fixation précoce à demeure sur le support végétal, (généralement au cours des vingt-quatre heures qui suivent leur éclosion) et l'existence d'un bouclier protecteur, entraînent des modifications morphologiques autres que l'aptérisme constant et général des femelles. Les plus apparentes sont, extérieurement, la disparition des appendices, celle des yeux, et la réduction des antennes à l'état de simples soies. Néanmoins de telles régressions n'affectant pas les pièces buccales, vouent cette famille à la seule fonction de reproduction, résultat extrême d'une active nutrition.

C'est par l'intermédiaire de deux mues successives dont le processus a été décrit par Berlese (1896) sous le nom de *paramorphose*, entrecoupant des périodes de croissance ou stades, que la cochenille femelle parvient au seuil de la ponte, phase ultime de son évolution. Le fait pour les larves de chaque stade, identiques morphologiquement, de ne différer de la précédente que par la taille, constitue un développement post-embryonnaire dit « *amétabole* ». Dans ce type la jeune larve, dès sa fixation, préfigure donc ce que sera ultérieurement l'imago.

Parallèlement dans la lignée mâle, l'Insecte possède une mue supplémentaire qui libère un imago ailé possédant des antennes, des pattes, mais des pièces buccales atrophiées. Ce type de développement, où dès la deuxième mue la larve mâle présente l'aspect et le comportement de nymphe avec ébauches alaires, est dit « *holométabole* ». Et l'on désigne sous le nom de « *paramétabolie* » l'ensemble des processus de développement propres à chaque sexe chez ces Coccides (Balachowsky, 1939).

Typiquement, l'évolution de ces Insectes peut donc se schématiser ainsi :

La jeune larve néonate, dite encore « larve mobile » issue d'un œuf (cas de *P. pentagona* et de *A. rosae*), ou émise directement par la femelle, (cas de *Q. perniciosus*), après une brève vie active, se fixe et commence à secréter son bouclier. Elle constitue ainsi ce qu'il est convenu d'appeler le premier stade larvaire qui, au bout d'un certain temps, effectue sa première mue. Il en résulte le deuxième stade larvaire.

C'est à ce point de la croissance que commencent à se différencier morphologiquement les sexes. Si les femelles poursuivent normalement leur développement, leur bouclier conservant leur forme circulaire, cependant qu'elles grossissent, les mâles acquièrent un follicule allongé qui recouvre l'Insecte (*Q. perniciosus*), ou l'entoure entièrement (*P. pentagona* et *A. rosae*). Dans les deux cas, l'individu s'allonge et se transforme au cours d'une première mue en nymphe, puis ultérieurement en imago ailé, par l'intermédiaire d'une dernière mue, la troisième dans la lignée mâle. Celle-ci coïncide avec la seconde dans la lignée femelle, ce qui fixe le stade favorable de l'accouplement : jeune femelle et, en limite la durée possible à la période qui suit immédiatement l'éclosion. Après l'accouplement, une ovogénèse active aboutit à l'émission des œufs ou des jeunes larves, dont la durée peut s'étendre sur plusieurs semaines pour une même femelle.

La possibilité relevée chez les femelles de retrouver au fond du bouclier, lors de chaque mue, l'exuvie du stade précédent constituée par le tégument durci, épaissi, avec les articulations segmentaires soudées entre elles, permet une distinction aisée et précise des différents stades.

B. — Méthodes employées.

Cette reconnaissance exacte des divers stades est à la base de la méthode d'observation employée. Identique, quant au principe à celle adoptée par Vasseur et Schvester (1947), où l'on estime que, « *à un moment donné, l'accroissement en proportion, par rapport au dénombrement précédent, de l'un quelconque des stades est l'indice de passage à ce stade de la population considérée* », elle en diffère cependant par les modalités pratiques (Bénassy, 1958 *d*). Pour les mille insectes (vivants, morts ou parasités), dénombrés à 10 ou 15 jours d'intervalle toute l'année, nous avons distingué pour la pratique de nos études sur le parasitisme, les divers stades suivants : larve néonate, premier stade larvaire, deuxième stade femelle, deuxième stade mâle ou pronymphe, nymphe, jeune femelle et femelle pondeuse.

Les précisions ainsi obtenues, nous permettent de dresser l'évolution d'ensemble de chacune des espèces étudiées.

Leur cycle de développement déterminé d'après la méthode de comptage indiquée, peut se représenter graphiquement suivant deux types se complétant l'un l'autre, selon la précision désirée.

Dans le premier, nous avons une représentation qualitative de l'évolution de

l'Insecte. Tel est le cas de la figure 1, où, pour l'année 1953, le cycle évolutif de *P. pentagona* est interprété schématiquement d'après les résultats des principaux dénombrements portés parallèlement sur le même graphique.

Si nous figurons en plus, pour chaque observation, l'importance relative des différents stades présents, la méthode devient alors, tout au long de l'année, le reflet exact de l'évolution de la Cochenille considérée.

Mais, le développement de tout Insecte dépend, entre autres choses, des données climatiques, de la température principalement. Bien que la moyenne ne conditionne pas étroitement l'évolution de l'Insecte, régie avant tout par la quantité de chaleur totalisée quotidiennement au-dessus de son seuil de développement, c'est là cependant une notion commode permettant la comparaison satisfaisante entre les régions de la principale des données climatiques. Au printemps elle détermine la précocité de la reprise d'activité des individus hivernants et retarde leur entrée en hivernation à l'automne. Durant tout le développement de l'Insecte, elle agit en outre directement sur la vitesse d'évolution des différents stades successifs.

Cette action se traduit par le mode de représentation graphique simplifiée, utilisé ici. Nous y avons retenu pour chaque génération détachée de la suivante, comme stades de développement : les larves néonates, les jeunes stades fixés, les femelles et les œufs, en considérant comme génération la succession des différents stades depuis la larve néonate jusqu'à l'œuf.

Un parallélogramme figure le stade considéré et dans chaque cas, nous avons essayé de traduire l'action, à la fois des conditions climatiques régionales sur l'ensemble de la population et celle des données microclimatiques locales se situant à l'échelle des individus.

Dans ce parallélogramme :

— les bases sont inversement proportionnelles à la rapidité d'évolution du stade observé. Elles reflètent donc directement l'action de la température sur la durée du développement ;

— la pente des deux autres côtés traduit l'étalement du stade considéré dans le temps par suite des variations individuelles observées. Plus la pente sera faible et plus sera longue cette période. Dans une région donnée, partant au printemps d'une population d'âge uniforme de l'une des espèces étudiées, nous devons assister pour chaque stade en cours de saison : en été d'abord, à la réduction des deux bases doublée d'une augmentation de la pente des deux autres côtés, puis, au phénomène inverse dès septembre, où l'on observe le chevauchement constant des générations.

L'application parallèle de cette méthode aux trois Diaspines évoluant dans les mêmes conditions, permet la comparaison rapide et satisfaisante de leur cycle évolutif.

C. — Caractéristiques du cycle de chacune des espèces.

a) Chez *Pseudaulacaspis pentagona* Targ.

Une étude antérieure (Bénassy, 1958*e*), menée parallèlement dans la région lyonnaise et le Bassin méditerranéen, nous a montré qu'en France, la Cochenille du Mûrier, espèce polyvoltine présente fondamentalement :

Un cycle à deux générations par an dans le Lyonnais et, dans la zone méridionale, une évolution comportant au maximum trois générations annuelles.

Les insectes qui, en raison d'un phénomène d'arrêt de développement, se trouvent tous en fin d'hiver à l'état de jeunes femelles fécondées, reprennent dans la première région le cours de leur développement durant les premiers jours du mois de mars.

Fin avril-début mai, les premières pontes ont lieu et le début de l'éclosion des larves néonates se situe durant la deuxième quinzaine de mai. Ces insectes, point de départ de la première génération annuelle, se fixent. Ils évoluent rapidement. Les adultes mâles fécondent les jeunes femelles dès leur apparition et de nouvelles pontes, suivies de l'éclosion de jeunes larves se manifestent dans la dernière décade de juillet. C'est le début de la deuxième génération, dont les individus se développent de la même manière que précédemment. Ceci conduit les mâles à se manifester courant septembre et les jeunes femelles fécondées à n'arrêter leur développement que vers la mi-novembre. Cette évolution est schématisée figure 1.

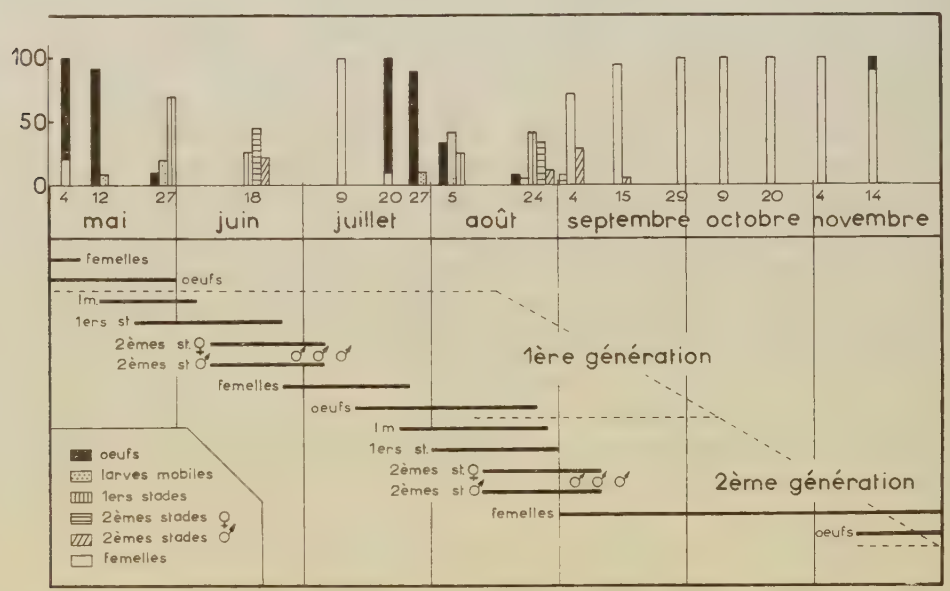

FIG. 1. — *Cycle évolutif de* P. pentagona *pour l'année 1953, dans le Lyonnais, déterminé par la méthode des comptages.*

Il est à remarquer cependant, que si la reprise d'activité au printemps des femelles hivernantes s'effectue simultanément en un temps restreint, l'action individuelle des conditions microclimatiques locales tend à augmenter la durée de la période d'éclosion d'une ponte déjà échelonnée naturellement. Une population hétérogène en résulte très rapidement.

Mais ce cycle tel qu'il vient d'être décrit est sujet à certaines variations importantes, imputables au climat. En effet, à l'inverse de ce que VASSEUR et SCHVESTER (1957) ont observé dans le cas de *Q. perniciosus*, où la plante hôte peut modifier le cycle, celui de *P. pentagona* reste identique sur les trois espèces fruitières étudiées : mûrier, pêcher, sophora.

Les variations observées reflètent donc celles d'ordre climatique réalisées, soit entre deux régions, soit pour une région donnée entre les années.

C'est ainsi que comparativement, dans la bordure côtière du Bassin méditerranéen, une reprise d'activité plus précoce de la part des femelles hivernantes (fin

janvier, début février), jointe au prolongement de cette activité tard en saison, conduit à la manifestation possible d'une génération supplémentaire, la troisième. Jusqu'à l'automne, les dates d'éclosion des larves néonates sont en avance de trois semaines environ sur celles relevées dans le Lyonnais. Les deux premières générations débutent donc successivement fin avril-début mai et dès les premiers jours de juillet. Vers le 20 septembre, se situe généralement la troisième sortie de jeunes larves, et l'ensemble de la population parvenu au stade « jeune femelle fécondée » arrête son développement dans les premiers jours de décembre.

Nous avons schématisé les différences observées entre les deux régions dans

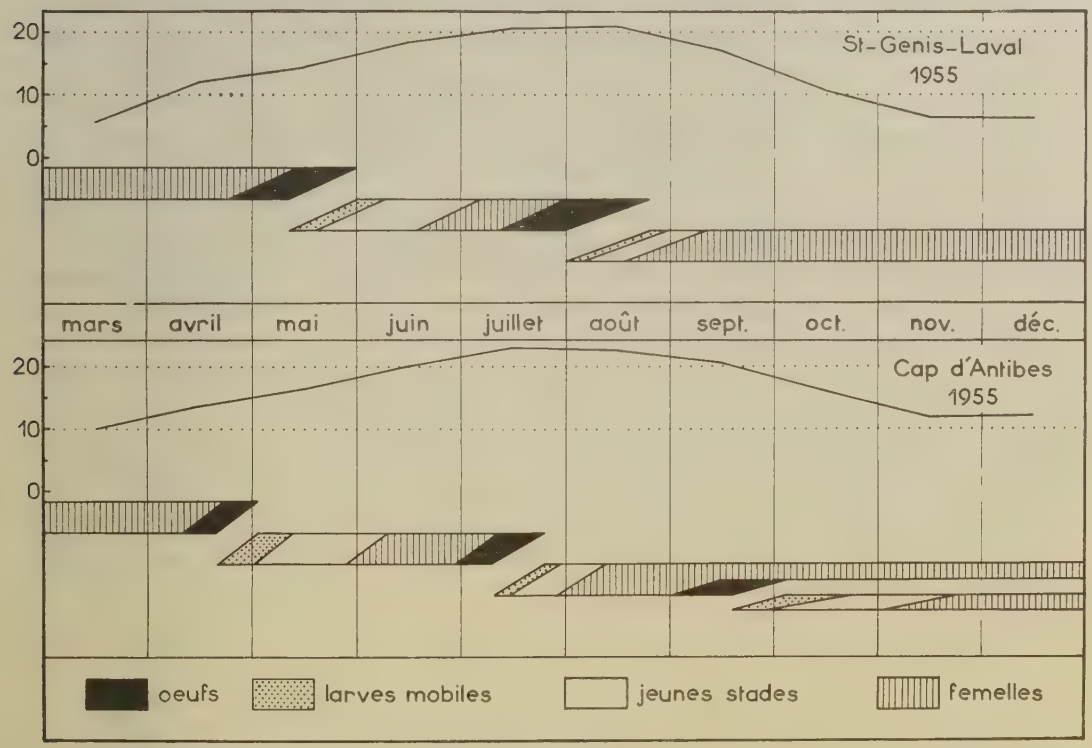

FIG. 2. — *Cycle évolutif comparé de* P. pentagona *sur mûrier à Saint-Genis-Laval et au Cap d'Antibes, en 1955, en fonction des conditions climatiques (températures moyennes) représentées en ordonnées.*

la figure 2 en mettant chaque fois en parallèle les conditions climatiques de l'année, exprimées par les températures moyennes mensuelles.

Les différences relevées en 1955, entre ces températures, au Cap d'Antibes et à St-Genis-Laval sont faibles au cours du printemps et de l'été (minimum + 1°6C en avril et juin, maximum + 2°3C en juillet). Par contre elles accusent un écart important au mois de mars, (+ 4°3), et à l'automne, où la température enregistrée au Cap d'Antibes en octobre dépasse déjà, avec 16°C, de 5°5 celle observée dans le Lyonnais, au cours du même mois.

Ces variations climatiques régionales expliquent la modification observée dans le cycle de *P. pentagona*. Si au printemps, les températures moyennes des mois de janvier, février, mars (+ 12°C, + 9°C, + 10°C, respectivement), permettent une reprise d'activité plus précoce (fin janvier), et partant une ponte dans la dernière

décade d'avril au Cap d'Antibes, dans le Lyonnais, comparativement, cette reprise d'activité chez la Cochenille hivernante se situe début mars, pour des pontes s'étageant de la fin avril à la fin mai.

Par la suite, en cours de saison, les faibles écarts existants entre les températures moyennes entraînent, dans les deux régions, une évolution parallèle maintenant théoriquement, dans l'apparition des différents stades successifs, le décalage observé dans la ponte au printemps. Cependant, les conditions microclimatiques locales tendent rapidement à amenuiser celui-ci, et à prolonger la présence des divers stades, ce qui entraîne le chevauchement de la première génération sur le début de la deuxième, chevauchement particulièrement net dans le Lyonnais à la mi-août.

Sur de telles populations, la répercussion des conditions climatiques de l'automne se traduira d'une façon différente selon les régions. Nous assistons dans le Lyonnais à la ponte limitée de quelques femelles, mais à l'apparition, au Cap d'Antibes, d'une nouvelle génération, la troisième, due à la fraction la plus avancée des femelles de la deuxième. Cette nouvelle génération, issue d'une partie seulement des femelles de la précédente est considérée pour cette raison comme partielle.

En 1956, le développement de *P. pentagona* se révèle voisin de celui de l'année précédente. Pourtant le décalage observé au printemps dans la date d'apparition des premières néonates (5 mai en 1956, 20 avril en 1955), s'il s'estompe en cours de saison, est suffisant à l'automne pour interdire aux individus de la troisième génération d'atteindre leur stade hivernant.

De même dans le Lyonnais, les variations relevées entre les années du point de vue température ne modifient pas sensiblement le cycle de *P. pentagona* et l'année 1954, par exemple, moins chaude qu'une année normale, permet cependant l'apparition de deux générations complètes de la Cochenille du mûrier.

Selon les années, en France, les conditions climatiques des régions méridionales et septentrionales ont donc sur l'évolution de la Cochenille une influence réduite, se traduisant par une modification peu sensible du cycle.

b) Chez *Quadraspidiotus perniciosus* Comst.

L'étude écologique pratiquée sur les pullulations de *Q. perniciosus* dans le Lyonnais (Vasseur et Schvester, 1957), puis comparativement avec la même région, dans le Bassin méditerranéen (Bénassy, 1958*d*), nous conduit à caractériser le cycle de cette cochenille polyphage de la manière suivante :

— dans la première région, *l'espèce possède typiquement deux générations par an* ; tous les individus de celle-ci hivernent ;

— dans la zone méridionale, *il s'en ajoute une supplémentaire, la troisième annuelle.* Les individus hivernants groupent généralement une partie des insectes de la deuxième génération et la totalité des premiers stades en diapause de la troisième.

Dans le Lyonnais, pour l'année 1956 par exemple, la sortie d'hibernation de tous les insectes caractérisée par leur mue au deuxième stade larvaire, débute le 20 mars. L'évolution de ces jeunes stades conduit à l'apparition parallèle fin avril des adultes des deux sexes. Les femelles donnent naissance à des larves mobiles à partir du 5 juin. Ces insectes éclos d'une façon échelonnée jusqu'au 25 juillet, sont à l'origine de la première génération. L'évolution de celle-ci achevée, les premiers

individus de la deuxième génération apparaissent le 20 août. Une fois fixées, si une faible partie des jeunes larves continue son développement, la majorité entre en diapause, sans poursuivre plus avant son évolution.

Comparativement, la même année dans la région méridionale, la reprise d'activité s'effectue deux mois plus tôt, aux environs du 20 janvier. Les conditions climatiques du mois de février amenant un ralentissement général de l'évolution, le vol des ♂ débute le 20 avril et l'émission des premières larves mobiles commence le 20 mai. Dès les premiers jours d'août, succède à cette première génération annuelle, la deuxième, dont une partie des premiers stades larvaires entrent en diapause à cette date. Au cours de la première décade du mois d'octobre, une nouvelle émission de larves néonates intervient. C'est le début d'une troisième génération, dont la totalité des individus arrêtent leur évolution au premier stade larvaire et hivernent ainsi.

L'ensemble de cette évolution en 1956 se trouve reproduite schématiquement figure 3 où, parallèlement aux cycles, nous avons représenté les conditions climatiques exprimées par les températures mensuelles moyennes. Nous y avons ajouté, à côté des stades typiques de développement retenus normalement, les premiers stades en diapause.

Cependant cette modification constante du cycle de *Q. perniciosus* se limite pour une même région à un simple décalage dans les dates d'apparition des divers stades suivant les années. Tel est le cas de l'évolution de la Cochenille dans la vallée de la Siagne (A.-M.), où le cycle de 1956, reproduit, avec un retard de 15 jours environ, celui de l'année précédente.

Toutefois au cours des huit années d'observations consécutives réalisées (1946-1954) par Vasseur et Schvester (1957) dans le Lyonnais, deux années à caractère exceptionnellement chaud, suivies d'une douce arrière saison permettent l'apparition d'une génération supplémentaire. Elle est complète en 1949, car tous les individus atteignent le premier stade en diapause, caractérisé par la présence du « *bouclier gris* », mais seulement partielle en 1952. Durant les six autres années, s'il est des cas où une troisième sortie de larves mobiles se manifeste, leur éclosion tardive ne leur permet pas d'évoluer jusqu'au stade hivernant et toutes périssent.

Comme dans l'ensemble des observations réalisées à ce jour, l'espèce contaminée reste la même, les variations relevées ne peuvent être imputables à l'action de la plante-hôte dont l'influence sur la durée du développement, et par là même sur le cycle, est certaine chez les Diaspines (Schvester, 1956), telles que *Q. perniciosus* (Vasseur et Schvester, 1957) ou *Aonidiella aurantii* Mask. (Jones 1936, Smith, 1957). Les différences apparues sont donc parallèles à celles affectant le climat.

En 1956, par exemple, les différences relevées entre les températures moyennes mensuelles des régions méditerranéenne et lyonnaise, exception faite de celles du mois de février (où à Mandelieu, cette température moyenne s'établissait à + 2°5C et à St-Genis-Laval à —5°3C amenant une variation de 7°8), sont faibles au printemps et au cours de l'été. Ces variations durant cette période avoisinent 1°5 et atteignent les valeurs extrêmes de 0°1 C en mai et de 4°5 C en août. Par contre, à l'automne, ces différences s'amplifient pour atteindre 5°8 en novembre.

Ces variations climatiques régionales expliquent les modifications apportées au cycle de *Q. perniciosus*.

Dans la vallée de la Siagne, la température moyenne mensuelle de janvier (+ 8°8C), permet une reprise d'activité précoce, visible déjà sur certains individus

dès la fin du mois. Elle conduit ultérieurement, malgré le ralentissement imposé à l'évolution en février, et sous l'action combinée des conditions climatiques des mois de mars (+ 8°9C), avril (+ 11°3C) et mai (+ 15°9C), à l'apparition des pre-

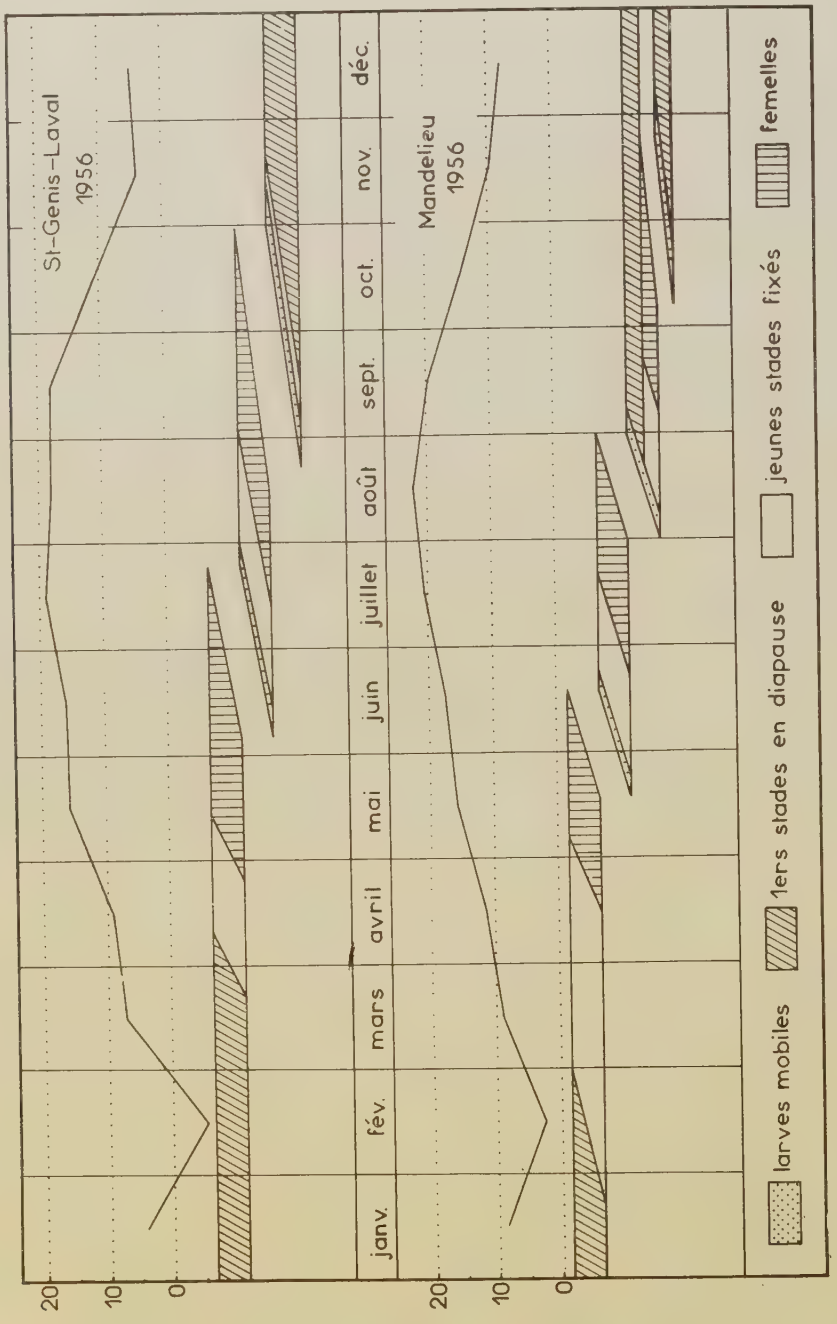

FIG. 3. — *Évolution comparée de* Q. perniciosus *sur pommier plein vent à Saint-Genis-Laval et à Mandelieu en 1956, compte-tenu des conditions climatiques (températures moyennes), représentées en ordonnées.*

mières néonates autour du 20 mai. Comparativement, dans le Lyonnais, le début de la mue des premiers stades hivernants n'a pas lieu avant la fin mars et les premières larves mobiles ne se manifestent guère avant le début juin. Par la suite, les faibles écarts existants entre les moyennes de température entraînent dans les deux régions

une évolution parallèle maintenant théoriquement dans l'apparition successive des divers stades, le décalage observé dans la manifestation des néonates au printemps.

Dans la représentation graphique adoptée (fig. 3), les trois parallélogrammes constituant assemblés, la première génération, possèdent dans les deux régions une base semblable, mais leur pente diffère.

Elle est la plus forte dans la région méridionale par suite d'une vitesse d'évolution plus grande que dans le Lyonnais. De plus, les pentes des parallélogrammes représentatifs des femelles de la première génération et de celles issues des premiers stades hivernants sont parallèles, ce qui dénote une évolution identique durant ces deux périodes.

Par contre, dans le Lyonnais, les faits sont différents. Les pentes de ces mêmes parallélogrammes ne sont plus identiques et la plus faible se retrouve pour les femelles de la génération estivale. Cette particularité signifie que l'échelonnement, visible en juin, dans l'apparition du stade femelle, se retrouve amplifié à l'automne. Ce stade subsiste en effet dans les populations jusqu'à la fin d'octobre.

L'action du microclimat local qui conduit d'une façon générale à prolonger la présence des divers stades joue donc dans la première région, un rôle secondaire vis-à-vis de la température régionale, puisque l'échelonnement se trouve inchangé du début à la fin de la génération estivale. Ce rôle devient primordial dans le deuxième type de région, où comparativement, les températures moyennes mensuelles sont plus faibles.

Ces observations nous amènent à penser qu'au-delà d'un certain seuil, la température régionale, représentée par ses moyennes mensuelles, gouverne seule le développement des insectes. Tandis qu'en deçà, les conditions microclimatiques entraînent des modifications de détails dans l'aspect d'une population dont l'évolution générale demeure cependant inchangée.

Des considérations identiques basées sur l'importance croissante de l'action des conditions microclimatiques locales, à mesure que s'atténue celle des moyennes de la température régionale, nous expliquent de même les différences constatées à l'automne dans la vallée de la Siagne lors de l'apparition de la troisième génération annuelle.

Au cours des années suivantes, en 1957, puis en 1958, le cycle observé pour *Q. perniciosus* dans la vallée de la Siagne, confirme l'apparition successive des trois générations précédemment observées. Néanmoins, les moyennes climatiques des mois de février, mars de ces deux années (respectivement 10°2C, 10°9C et 9°05C, 8°7C), permettent l'apparition plus précoce des premières larves mobiles, début mai. Cette avance n'a pas une incidence suffisante pourtant pour modifier le cycle de l'insecte, le conduisant à manifester une génération supplémentaire, même partielle. Vis-à-vis de l'année 1956, ce décalage observé au printemps se maintient en s'atténuant tout au long de l'été pour devenir nul en fin de saison.

De même dans la région lyonnaise, exception faite des années 1949 et 1952 déjà citées, le cycle général de la Cochenille se retrouve inchangé.

En France, les variations climatiques enregistrées entre les régions méridionales et septentrionales possèdent une répercussion immédiate sur l'évolution de Q. perniciosus, *dont le cycle se trouve modifié suivant les zones d'observations.*

c) Chez *Aulacaspis rosae* Bouché.

Dans une note antérieure (Bénassy, 1959*a*), nous avons indiqué les grandes lignes de l'évolution de cette Diaspine dans le milieu naturel que constitue la vallée de

la Siagne : *existence de trois générations successives dont l'apparition et l'évolution générale rappellent celles caractérisant Q.* perniciosus *observé dans la même région.*

Or, nous venons de voir chez cette dernière Cochenille, la répercussion des variations climatiques régionales et locales sur les modifications apportées, soit au cycle général, soit à l'évolution de l'aspect particulier des populations. Dans le même esprit, nous étudions *A. rosae*. Partant du cycle typique nous nous sommes attaché à connaître ses variations selon les années et ses modifications de détails, par l'observation régulière de cette Diaspine, dans deux points de la même région, mais dotés d'un microclimat différent.

L'Insecte durant la période hivernale se retrouve fixé sur les rameaux apparus au printemps précédent, à tous les stades d'évolution. Cependant, l'importance constante des jeunes stades (75 à 90 p. 100 de l'ensemble des populations) où prédominent fin décembre les premiers stades en diapause (60 p. 100 environ) conduit à considérer ces derniers comme les seuls typiques de l'hivernation. Dès sa reprise d'activité, l'Insecte mue et c'est à partir de ce deuxième stade que commencent à se différencier morphologiquement les sexes, la larve ♂ édifie un follicule tricaréné dans lequel elle évolue successivement en pronymphe et nymphe avant de s'en échapper comme adulte, tandis que parallèlement la larve ♀ conserve, tout en augmentant de taille, son bouclier arrondi. La fécondation a lieu au seuil de la mue imaginale des femelles. Celles-ci, l'ovogénèse achevée, commencent à pondre des œufs ovales, brillants, turgescents, de couleur lie de vin.

Ces œufs éclosent avant l'achèvement complet de la ponte des femelles et donnent naissance à des jeunes larves néonates dotées d'une mobilité réduite, les conduisant à se fixer généralement dans les environs immédiats du bouclier maternel. Sitôt fixées, ces larves ébauchent la confection de leur bouclier par l'émission des premières soies, dont la sécrétion coordonnée aboutit très tôt à ce revêtement protecteur, particulier aux Cochenilles-Diaspines.

La succession répétée de ces diverses phases tout au long de l'année caractérise le cycle évolutif typique d'*A. rosae* qui est représenté en 1958 par exemple, figure 4.

Le 25 janvier, dans les jeunes stades fixés groupant 87,1 p. 100 de l'ensemble vivant de la population, les premiers stades larvaires y figurent pour 42,9 p. 100, les deuxièmes stades ♂ et ♀ pour 36,3 et 8,7 p. 100 respectivement. La reprise d'activité visible dès la mi-février conduit à l'apparition des adultes ♂ vers le 10-15 avril environ, suivie un mois plus tard de la manifestation des premières larves néonates qui, le 14 mai représentent 7,4 p. 100 de la population. Leur sortie s'échelonne sur un mois ; elle marque le début de la première génération annuelle.

Ces jeunes larves fixées indistinctement sur le bois des rameaux de l'année précédente ou sur celui des pousses du printemps, possèdent une évolution identique avec apparition d'un nouveau vol des adultes ♂ vers le 25 juin. Il est suivi dans la première décade de juillet, du début de la ponte. Les œufs les plus précoces commencent à éclore vers le 20 juillet, mais la sortie maxima des larves néonates se situe à la fin du même mois.

La particularité constante de cette deuxième génération annuelle à cette période est la faculté que présentent un certain nombre d'individus, de ne pas pousser plus avant leur évolution. Dès leur fixation au premier stade larvaire, ils restent en diapause jusqu'au printemps suivant et, à la mi-août leur nombre représente 40 p. 100 de l'ensemble vivant de la population. La fraction restante poursuit normalement

son développement, ce qui entraîne le début d'une nouvelle période de ponte au cours de la première quinzaine de septembre. L'éclosion de la troisième sortie annuelle de larves néonates débute durant la deuxième quinzaine du même mois. Quelques individus parmi les insectes apparus à cette époque poursuivent leur développement jusqu'au deuxième stade larvaire ♂ et ♀, mais la majorité l'arrête au premier stade et hiverne ainsi. Fin décembre, les premiers stades larvaires en diapause groupent donc à la fois des individus de la deuxième et de la troisième génération annuelle.

A cette même période, parmi les autres stades visibles dans les populations, les femelles figurent en proportions variables. Les jeunes sont déjà fécondées car, à

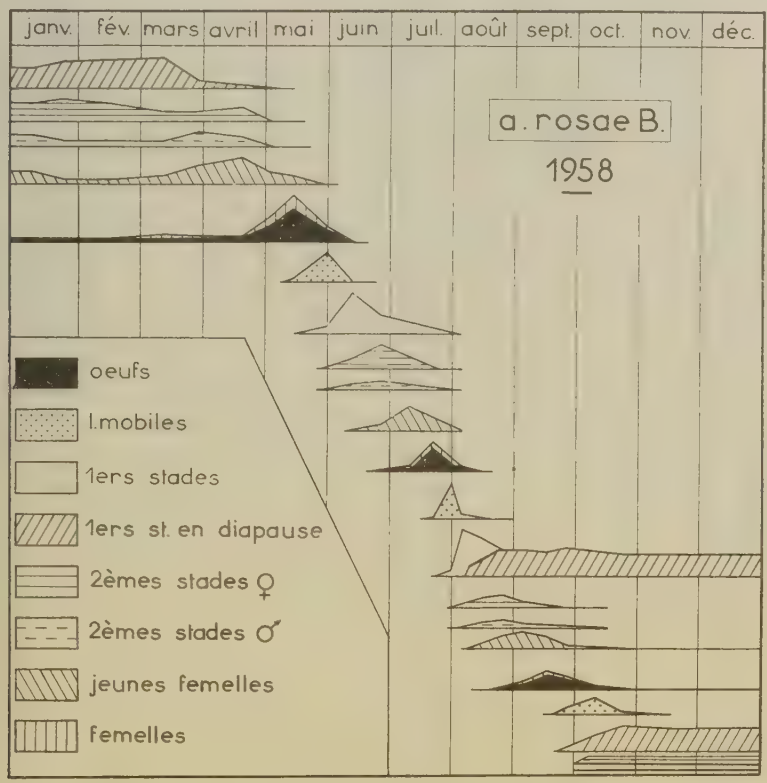

FIG. 4. — *Cycle évolutif d'*A. rosae *observé sur framboisier en 1958 (Vallée de la Siagne. A.-M.).*

la dissection, l'on observe la masse spermatique, soit en amas complet dans le bas du vagin, soit déjà en partie désagrégée jusque dans la spermathèque. La majorité des autres femelles observées sont accompagnées de leur ponte. Leur proportion, en effet, atteint 80 p. 100 en 1957 dans l'un des points d'observations, mais dans tous les autres cas, cette proportion dépasse 90 p. 100.

A. rosae *présente donc la particularité, vis-à-vis des deux autres cochenilles étudiées, de pouvoir hiverner à tous les stades d'évolution, bien que, le premier stade larvaire en diapause apparaisse comme le seul caractéristique de l'hivernation.*

Ce cycle typique, tel qu'il vient d'être décrit est susceptible cependant de variations en relation avec les données climatiques propres aux diverses années.

Si nous comparons en effet le cycle évolutif de la Cochenille durant l'année 1957

avec celui observé au cours des deux autres qui l'encadrent, une première différence apparaît. Elle tient en particulier au nombre de générations. En 1957, deux se succèdent avec présence dès la première d'un certain nombre d'individus en diapause ;

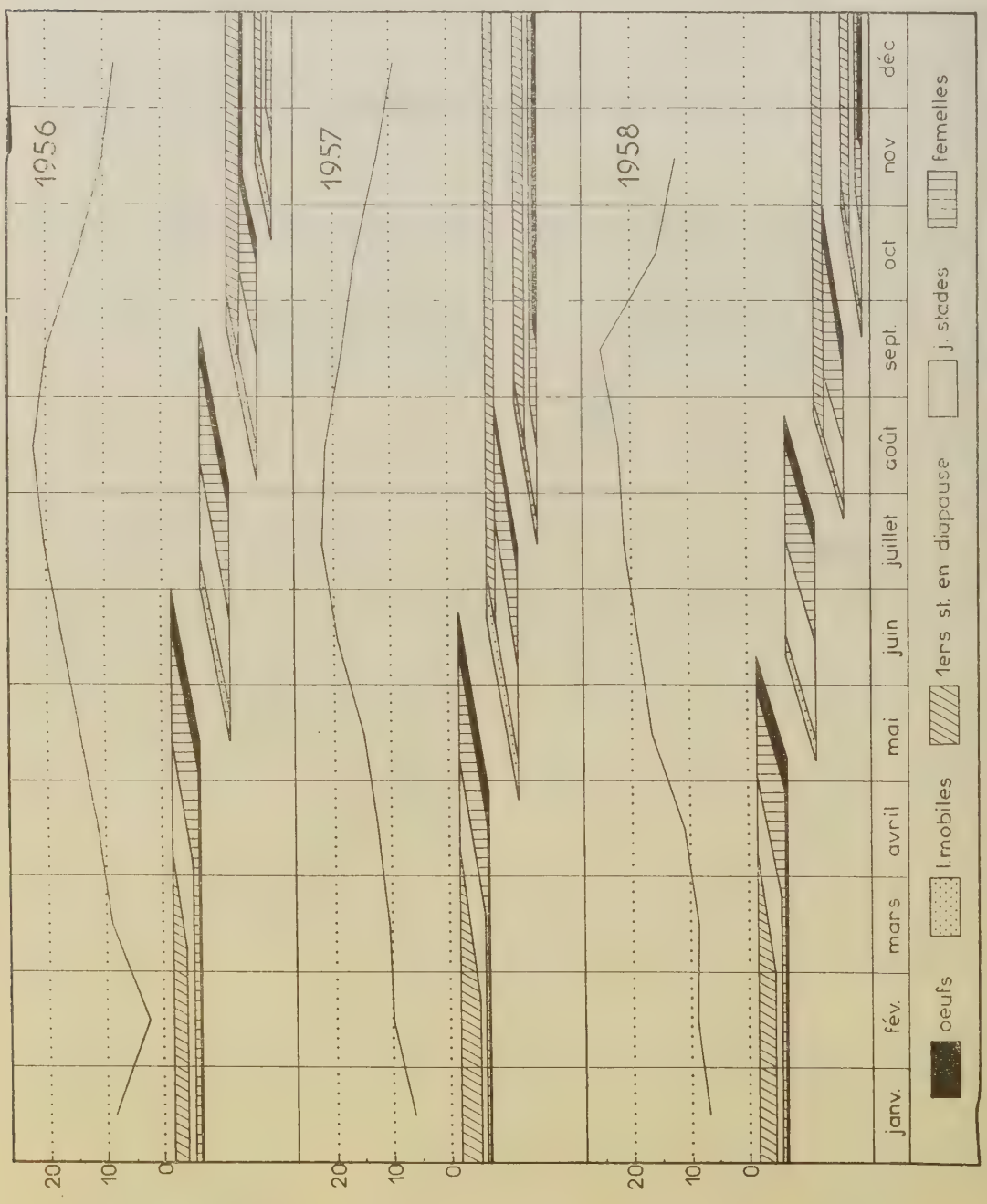

FIG. 5. — *Schéma des variations du cycle évolutif d'*A. rosae *dans la Vallée de la Siagne, en fonction des données climatiques annuelles, figurées en ordonnées.*

au cours des années 1956 et 1958, trois générations se manifestent et la diapause n'affecte les premiers stades qu'à partir des individus de la seconde génération (fig. 5). Cette différence touchant l'évolution de l'insecte dans son ensemble, est le résultat de la modification apportée aux dates d'apparition des diverses générations. Par

rapport aux autres années, l'éclosion des premières larves mobiles le 25 avril, donne à la première génération annuelle de 1957 une avance, de 15 jours environ. Cette avance se maintient en cours de saison et le début de la deuxième génération se situe le 10 juillet environ (début août, en 1956, le 20 juillet, en 1958).

Malgré cette particularité, l'évolution ultérieure de la Cochenille ne permet pas l'apparition même partielle de la troisième génération normalement présente dans ce type de région et, au seuil de l'hiver 1957, les individus les plus précoces ont juste commencé à pondre.

Si l'on compare dans son ensemble l'évolution de la Cochenille pour une année avec celle des données climatiques (essentiellement la température), pour cette même année, il apparaît une corrélation étroite entre les deux phénomènes en début de saison tout au moins.

Les moyennes des mois de février et mars (10°C et 10°9C) de 1957, supérieures à celles observées durant la même période en 1956 (2°5C et 8°9C) puis en 1958 (9°C et 8°7C), déterminent à elles seules l'apparition précoce des premières néonates, notée le 25 avril. Par la suite, ces mêmes moyennes de température qui conduisent à caractériser, par rapport aux deux autres années, 1957 comme étant plus chaude en juin et juillet (19°1C et 21°9C), puis plus fraîche d'août jusqu'en octobre (21°2C, 18°5C, et 21°9C) régissent étroitement le développement de l'Insecte. Elles ne permettent donc pas, par suite des conditions de l'arrière-saison, la manifestation même partielle d'une troisième génération.

A cette évolution particulière quant au nombre de générations apparues, se superpose en 1957 la manifestation précoce de la diapause qui affecte en partie les premiers stades larvaires de la première génération.

Chez *Q. perniciosus*, ce phénomène qui apparaît à la même période par année anormalement humide et fraîche telle que 1948, est sous la dépendance étroite d'un abaissement sensible et durable de la température au moment de la sortie des larves néonates et de leur fixation (Vasseur et Schvester). En particulier, pour les températures inférieures à 15°C, la proportion des individus entrant ainsi en diapause tend vers 100 p. 100.

Il en serait de même pour *A. rosae* en 1957, où la période d'éclosion des larves mobiles s'étageant du 25 avril à la fin de juin est caractérisée par une moyenne de température en mai de 14°6C, alors que les deux autres années (où la diapause n'affecte aucune des cochenilles de la première génération), cette température atteint ou dépasse 16°C pour le même mois. Si l'abaissement de température reste l'explication valable de la manifestation de la diapause en début de saison, il est à remarquer cependant que d'autres facteurs comme la photopériode (dont l'action a été mise en évidence sur le Pou de San José par les travaux suisses), pourrait intervenir également en fin de saison dans le cas des individus de la deuxième et de la troisième génération. A cette action propre aux facteurs climatiques pourrait se superposer également parfois celle de la plante-hôte car nous verrons ultérieurement qu'une modification de l'alimentation se traduit chez *A. rosae* par un arrêt identique de développement au premier stade larvaire.

Les deux premiers facteurs invoqués (température et éclairement), jouent vraisemblablement pour les différences observées dans le nombre d'insectes entrés en diapause, entre les années et les deux points d'observations. Il reste supérieur d'une façon générale dans le biotope II qui apparaît comme plus frais et très dense. Nous avons

résumé les observations faites en 1956 et 1957 entre les deux expositions dans le tableau I, à partir chaque fois de la date où nous sont apparus les premiers individus en diapause, à la mi-septembre pour 1956 (fig. 6) et à la mi-juillet en 1957 (fig. 7).

TABLEAU I

Importance de la diapause selon l'exposition.

1956

	14-9	4-10	24-10	7-11	29-11	13-12
I	13,3	16,9	53,1	60,1	50,8	53,5
II	20,0	39,3	70,4	70,9	70,2	59,8

1957

	19-7	30-7	13-8	26-9	14-10	24-10	13-11	3-12	17-12
I	34,8	68,2	69,3	63,8	63,5	61,2	74,2	77,2	68,8
II	45,0	53,8	91,5	73,8	74,4	74,1	77,7	85,6	60,5

Pourcentage des premiers stades en diapause dans les populations d'*A. rosae* au cours de deux années, dans deux biotopes différents : I, sec et chaud ; II, humide et frais.

Ces résultats de l'influence quantitative des conditions microclimatiques locales sur la proportion d'insectes entrés en diapause, confirment donc ceux relevés précédemment dans l'étude entreprise sur le Pou de San José et nous conduisent à la conclusion qui veut que, là encore, les conditions climatiques paraissent jouer dans le déclenchement de la diapause le rôle essentiel.

Par contre, ces mêmes conditions ne sont pas suffisantes à elles seules pour modifier le cycle évolutif d'*A. rosae* : il se révèle identique dans les deux points d'observations. De plus, l'échelonnement plus ou moins important constaté chaque année dans l'apparition successive des générations ou des divers stades les constituant se retrouve inchangé dans les deux biotopes intéressés.

Dans ce type de région, les observations réalisées sur *A. rosae* en fonction du climat, nous conduisent donc à caractériser son cycle évolutif de la façon suivante : susceptible de modifications en fonction des seules données climatiques régionales de l'année, il n'en subit pas moins localement l'influence liée aux différences d'exposition. Mais celle-ci est d'ordre quantitatif, elle intéresse la proportion de premiers stades larvaires qui normalement chaque année, ne poussent pas plus avant leur évolution.

Ces particularités écologiques du cycle évolutif de cette Diaspine sont à rapprocher de celles précédemment dégagées dans l'étude successive de *P. pentagona* et de *Q. perniciosus*.

En effet, dans les trois cas envisagés, l'étude comparée du cycle évolutif de chacune des espèces, soit, pour une même région, entre les années, soit, pour une même année entre les régions, nous a permis de dégager les deux types d'influence qui entrent en jeu chaque fois. *Le climat régional*, par ses caractéristiques propres, *détermine dans son aspect qualitatif l'allure générale de l'évolution des populations*, en

fixant chaque année, le nombre et la date d'apparition des diverses générations. A l'intérieur de chacune d'elles, *les conditions microclimatiques locales*, par leur influence constante ou saisonnière, sensible surtout en début comme en fin d'année, *représentent les variations individuelles et modifient dans le cas de la diapause la proportion*

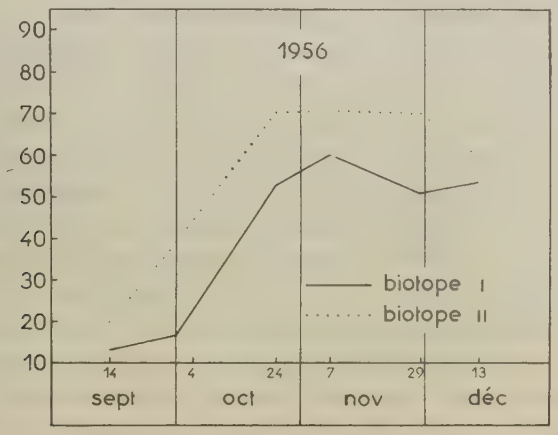

FIG. 6. — *Importance numérique en 1956 des premiers individus d'*A. rosae *en diapause, en fonction de l'exposition.*

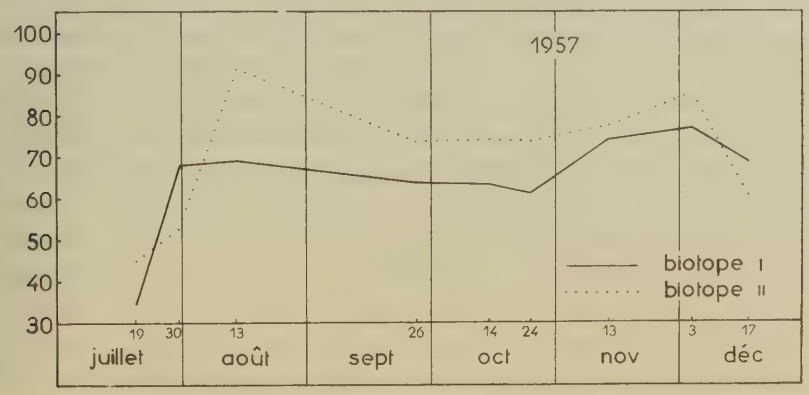

FIG 7. — *Importance numérique en 1957 des premiers individus d'*A. rosae *en diapause, en fonction de l'exposition.*

d'insectes qui réagissent normalement à l'action directe du climat. C'est par ce dernier aspect qu'elle introduit la note quantitative dans l'étude entreprise sur ces populations.

Schématiquement, *si le climat régional donne au cycle évolutif son aspect d'ensemble, le microclimat local en atténue les grandes lignes et lui modèle dans chaque cas précis son aspect particulier.*

II. — LA DISPERSION

A. — Répartition des Diaspines sur le végétal-hôte.

Du fait de leur mode de vie, fixation sur la plante-hôte dès le premier stade larvaire, le comportement des jeunes larves de Cochenilles-Diaspines à l'éclosion est à la base des contaminations observées ultérieurement.

Pour une espèce donnée, cette répartition préférentielle sur un hôte précis peut intéresser, soit l'insecte en tant qu'individu, si une différence se manifeste dans la localisation des deux sexes sur un même végétal, soit l'insecte en général, si des variations apparaissent dans la densité d'une même population observée durant une période déterminée. Ces deux manières d'envisager les faits se font jour dans l'ensemble des études publiées jusqu'à cette date par différents auteurs.

Vayssière (1926) cite chez ces insectes, les diverses possibilités observées dans la localisation, plus ou moins précise sur l'hôte végétal, de l'espèce considérée. Après un certain nombre d'exemples, relatifs chez *Fiorinia fiorinæ* Targ. en particulier à la fixation exclusive des larves ♂ à la face inférieure des feuilles alors que les femelles se trouvent indistinctement sur les deux faces, l'auteur note le groupement typique en amas floconneux des individus ♂ chez *P. pentagona* Targ.. Dans ce dernier cas, l'hypothèse émise comme tentative d'explication est d'ordre biologique : elle invoque l'existence possible de femelles à descendance entièrement ♂ accompagnée d'un instinct de grégarisme propre aux larves de ce sexe. Si, chez *Aonidiella aurantii* var. *citrina* Coq. (Vasseur, 1932), la fixation presque exclusive des ♂ à la partie supérieure des feuilles, alors que les femelles se localisent sur la face inférieure, semble toujours obéir à un phénomène biologique : (comportement larvaire différent), celui-ci est régi cependant par des conditions écologiques locales, en particulier par le facteur éclairement.

Cette influence du microclimat apparaît dans les travaux des divers auteurs qui, par la suite, se sont préoccupés principalement de l'aspect quantitatif de la répartition des Diaspines. C'est le cas de Schweig et Grunberg (1936). Étudiant *Chrysomphalus ficus* Ashmead sur *Citrus* en Palestine, ils mettent en évidence l'influence de l'exposition sur la répartition de la Cochenille et expliquent ainsi les variations enregistrées entre les diverses générations tout au long de la saison, dans les deux régions d'observations. Puis Muma (1955) cite les fluctuations relevées en cours d'année dans la densité des contaminations de *Citrus* par *Lepidosaphes beckii* Newm. et *C. ficus*.

Avec Habib et Khalifa (1957, 1958), nous obtenons des précisions sur la répartition d'une population de cette dernière Cochenille contaminant *Ficus nitida* dans le cas d'une infestation naturelle étudiée tout au long de l'année sur deux arbres écologiquement différents : le premier est situé au soleil et le second à l'ombre. De l'étude comparée de l'interaction des quatre facteurs écologiques principaux considérés : les saisons, l'exposition, et sur le végétal, la hauteur de la contamination, comme son orientation, ressort toute l'influence des conditions climatiques saisonnières ou microclimatiques locales, soit sur la population totale, soit sur certains des stades la constituant.

Ce dernier aspect de l'évolution d'une population sera étudié dans le cas d'*A. rosae* dans le chapitre suivant.

Cependant les différents faits et observations mentionnés nous permettent déjà de penser que dans le déterminisme de l'aspect et de la localisation des populations, des facteurs biologiques propres à l'espèce étudiée comme des facteurs écologiques possèdent chacun leur influence. Parmi ces derniers la *température* et l'*éclairement* sont les plus fréquemment invoqués. C'est le cas pour *Epidiaspis leperii* Sign. Du travail de Geier (1949), se dégagent les différentes phases qui caractérisent le comportement des jeunes larves depuis l'éclosion jusqu'à leur fixation. Ces phases suc-

cessives sont sous l'étroite dépendance des conditions extérieures. La température d'abord, joue le rôle inhibiteur dans la détermination du seuil d'activité placé d'après l'auteur à 20°C. Au dessus de ce seuil, la lumière provoque la mobilité de tous les insectes éclos qui réagissent cependant avec une individualité liée à leur sexe, les larves ♀ recherchant des lieux de fixation abrités et obscurs dans le voisinage immédiat de leur point d'éclosion, tandis que les larves ♂ quittent celui-ci et se dispersent, avant de s'établir ultérieurement regroupées, sur les écorces lisses, les pousses récentes et même les fruits. A ce phototropisme propre à chaque sexe, s'ajouterait une affinité certaine pour l'humidité observée par l'auteur sur tous les individus.

Cette période d'activité achevée (dont la durée et les variations sont exclues de nos préoccupations), l'insecte succombe parfois, mais, le plus généralement se fixe s'il trouve un point favorable. Dans la détermination de ce point, le facteur thigmotactisme apparaît jouer le rôle prépondérant.

C'est le cas pour les larves néonates de *Lepidosaphes beckii* Newm. (Carnegie, 1957), qui, indifférentes à la lumière dans toute l'expérimentation rapportée, se fixent au point de contact entre deux surfaces.

A l'extérieur, nous l'avons vu, les larves néonates femelles d'*E. leperii* se pressent sous les boucliers maternels, dans les fissures et sous les parties corticales saillantes. De même chez *Q. perniciosus* au cours des contaminations pratiquées par approche [1], la majorité des fixations se trouvent localisées aux points où sont en contiguité les végétaux entre eux ou ceux-ci avec les liens qui les rassemblent. Chez *A. rosae*, comme chez *P. pentagona*, les fissures, les anfractuosités ou les fragments d'écorce soulevés en partie, constituent autant de points où la contamination se révèle la plus forte.

Cependant, dans les trois derniers cas envisagés, à côté d'un réflexe de contact pourrait intervenir un phototropisme négatif incitant les jeunes larves à se localiser aux points les plus sombres. En effet, maintenues dans une obscurité complète à 26°C, les larves néonates des deux premières espèces se fixent dans le voisinage immédiat du point où elles sont placées. Seules celles de *P. pentagona* présenteraient encore, dans les mêmes conditions, une certaine activité propre à leur sexe.

Le fait est confirmé par Brown et Bennett (1958). Sans indiquer cependant leurs conditions d'élevage, ces auteurs notent la tendance que possèdent les larves données comme phototropiques positives de se disperser d'une façon uniforme sur leur hôte, si elles sont ♀, tandis que celles du sexe ♂ se localisent au point où elles sont déposées.

Chez cette dernière espèce, *P. pentagona*, nous nous sommes donc attaché par des élevages expérimentaux à essayer de dissocier l'influence des facteurs du milieu de ceux propres à l'insecte dans l'interprétation du comportement observé.

B. — Étude expérimentale de la dispersion chez P. pentagona.

Les élevages sont pratiqués sur tubercules de pommes de terre dans des boîtes plastiques recouvertes au fond de sable humidifié périodiquement, placées à l'obscurité complète à la température de 26°C, pour une hygrométrie moyenne de 80 p.100. Ces conditions particulières maintiennent les insectes en état d'activité, en l'absence

[1] Celles-ci consistent à enrouler un jeune scion autour du végétal souche tout en maintenant l'ensemble au moyen de liens serrés pour augmenter au maximum les surfaces de contact entre les végétaux.

toutefois du facteur éclairement donné comme élément majeur de leur comportement. Dans chaque cas, les 250 œufs, point de départ de la contamination, sont déposés prêts à éclore à la partie supérieure du tubercule.

Une première série d'observations, portant sur six lots, soient 1 500 œufs ♂ et ♀, concernent la répartition et la fixation des jeunes larves dans le cas où le tubercule hôte repose directement sur le sable de la boîte. La contamination dans tous les lots est la plus forte à la partie supérieure ; elle est moyenne à la partie inférieure, au contact du sable et se révèle irrégulière, faible ou inexistante sur les côtés du tubercule. Relativement au sexe, les individus fixés sont indistinctement ♂ et ♀ à la partie supérieure, ♀ à la partie inférieure et, quand ils existent, ♂ et ♀ sur les côtés de leur hôte (tableau 2, essai 1). Une telle fixation des larves ♀ à l'exclusion des larves ♂ à la partie inférieure du tubercule met déjà en évidence chez une partie des premières l'existence possible d'un comportement spécial les amenant, par suite d'une affinité particulière pour l'humidité par exemple, au contact du sable, où elles se fixent.

Dans la deuxième série d'observations, intéressant mille œufs répartis en quatre lots, les tubercules de pommes de terre sont maintenant suspendus (fig. 8) dans les boîtes. L'atmosphère y est voisine de la saturation pour supprimer l'action possible entrevue dans le premier cas, du facteur humidité. Les résultats de ce deuxième essai rapportés au tableau 2, nous montrent que la fixation des jeunes larves des deux sexes reste importante à la partie supérieure. Par contre, cette fixation n'intéressant plus que les larves ♀, devient faible ou inexistante à la partie inférieure du tubercule et très irrégulière sur les côtés.

TABLEAU 2

Répartition comparée des larves des deux sexes de P. pentagona *à l'obscurité* (*Elevage sur tubercules de pomme de terre ; température 26°C, humidité relative* 80 p. 100).

Essai 1 : tubercule de pomme de terre reposant sur le sable.

Essai 1	I	II	III	IV	V	VI
Partie supérieure...	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)
Partie moyenne	0	0	0	0	f. (♀, ♂)	f. (♀, ♂)
Partie inférieure ...	M. (♀)	f.(♀)	0	0	M. (♀)	M. (♀)

Essai 2 : tubercule de pomme de terre suspendu selon le dispositif de la figure 8.
Densité de la contamination : F. : forte ; M. : moyenne ; f. : faible ; O. : inexistante.

Essai 2	I	II	III	IV
Partie supérieure	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)	F. (♀, ♂)
Partie moyenne	f. (♂)	f. (♀)	f. (♀)	0
Partie inférieure	f. (♀)	0	f. (♀)	0

Ces deux essais successifs, nous permettent déjà une première conclusion. *Au-dessus du seuil d'activité, le phototropisme joue un rôle déterminant dans la dispersion des jeunes larves,* puisqu'à l'obscurité totale la majorité des fixations s'effectue au

point d'éclosion. Pour la partie des néonates, femelles en majorité, qui se dispersent, la fixation ultérieure répondrait à une réaction de contact, la contamination la plus forte s'observant dans le premier essai au niveau du sable et se révélant irrégulière, faible ou inexistante dans tous les autres cas.

Un troisième essai, conduit dans les mêmes conditions que le second, comprend comparativement des élevages ♂ et d'autres entièrement ♀. Dans chaque lot, nous avons considéré la partie supérieure et la partie inférieure du tubercule de pomme de terre en choisissant des formes régulières tendant le plus possible vers une sphère. Sur chaque surface, nous avons noté le nombre d'individus fixés, les caractéristiques du point de fixation et l'allure de la contamination, en ayant soin au préalable de

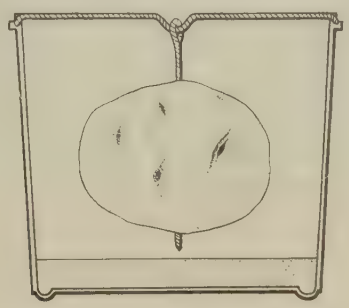

Fig. 8. — *Dispositif expérimental pour l'étude de la répartition des larves néonates de* P. pentagona.

blesser superficiellement le tubercule afin de ménager, par ces lambeaux d'épiderme arrachés en partie, des obstacles sur le trajet des jeunes larves.

L'ensemble des observations s'étend sur 12 500 œufs (2 500 œufs ♀ et 10 000 œufs ♂), à raison de 250 par lot. Nous avons groupé les résultats obtenus au tableau 3 où sont consignés à côté des caractéristiques de la fixation (type et localisation), le pourcentage d'élevages où l'importance des jeunes larves fixées est déterminée par classes. Celles-ci sont définies par le nombre d'insectes fixés à la partie supérieure du tubercule exprimé en p. 100 depuis 40-50 p. 100 (classe 1), jusqu'à 90-100 p. 100 (classe 6).

TABLEAU 3

Fixation comparée des jeunes larves des deux sexes de P. pentagona Targ. *à l'obscurité. (Elevage sur tubercule de pomme de terre ; température : 26°C ; H. R. : 90-100 p. 100).*

Classes	Pourcentage d'élevages classés selon l'importance des fixations						Fixation			
	1	2	3	4	5	6	Type	Localisation		
Pourcentage d'insectes fixés	40	50	60	70	80	90	100				
♂.....	—	—	2,5	5,0	25,0	67,5	groupé	à l'œil	sous l'écorce arrachée	—
♀.....	—	20,0	40,0	20,0	20,0	—	isolé	à l'œil	sous l'écorce arrachée	sur toute la surface

Dans le nombre total d'insectes fixés à leur point d'éclosion une première différence s'impose entre les deux sexes. En effet, 67, 5 p. 100 des élevages ♂ observés possèdent une proportion d'individus fixés à la partie supérieure du tubercule dépassant 90 p. 100. Chez les ♀ au contraire, la courbe de répartition des élevages en fonction du pourcentage des individus fixés sur la même surface comporte un sommet pour des valeurs s'étageant de 60 à 70 p. 100 (classe 3), avec comme limites extrêmes, les classes 2 (50-60 p. 100), et 5 (80-90 p. 100), (fig. 9). Cette courbe vis-à-vis de celle relative aux ♂ possède en outre une forme plus atténuée et un sommet plus bas, ce qui traduit chez les individus ♀ une tendance à se répartir d'une façon plus homogène sur l'ensemble de leur hôte.

Cette répartition achevée, la fixation des larves ♀ s'effectue isolément en un point quelconque de la surface parcourue, malgré une préférence nette pour l'œil

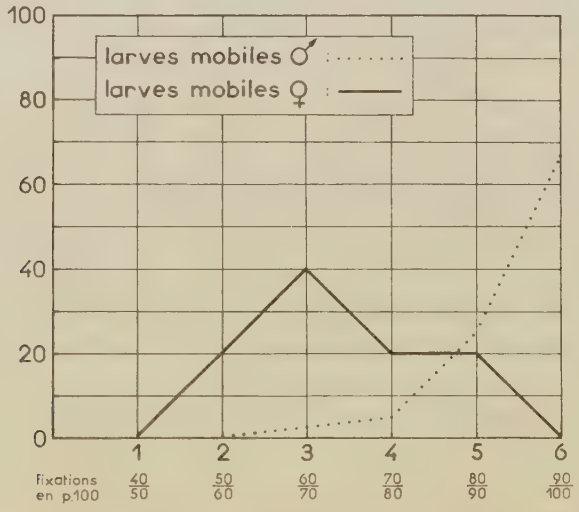

Fig. 9. — *Fixation comparée des jeunes larves des deux sexes de* P. pentagona. *En abscisses : classes définies par le pourcentage d'individus fixés à la partie supérieure du tubercule. En ordonnées : nombre d'élevages (en p. 100) entrant dans ces classes.*

ou l'épiderme soulevé du tubercule. Chez les individus ♂, cette fixation a lieu principalement en ces deux derniers points, mais sous forme de quelques plages distinctes (1 ou 2 dans les cas observés). Les insectes qui les constituent y sont groupés serrés les uns contre les autres. Ce dernier phénomène tend donc à confirmer l'hypothèse avancée par Vayssière en mettant en évidence l'existence d'un instinct de grégarisme propre aux larves du sexe ♂. Celui-ci les porte à s'agglomérer au point d'installation de la première larve qui s'est fixée par suite d'un réflexe de contact au niveau d'une cavité ou d'un lambeau d'écorce arrachée.

Chez les femelles au contraire, si la fixation obéit pourtant à ce même type de réflexe, le fait de trouver des insectes en n'importe quel point du tubercule laisse supposer que ce comportement n'est pas seul en cause l'activité déployée pendant la durée du stade larve néonate interviendrait également. Au terme de cette période, la jeune larve femelle se fixerait au point où elle se trouve.

Ceci nous laisse entrevoir l'existence de deux phénomènes antagonistes dans ce comportement : *l'activité migratrice et le réflexe de contact.*

Chez les ♀, l'activité migratrice l'emporterait tout d'abord, le réflexe de contact ne commençant à se dessiner qu'à l'approche de la fin de la période mobile, ce qui nous expliquerait la répartition plus homogène des individus de ce sexe sur les tubercules.

Chez les ♂, au contraire, dès l'éclosion, à une activité beaucoup plus réduite se superposerait ce réflexe de contact ; il entraînerait dès la découverte par la jeune larve d'un point favorable, sa fixation immédiate.

Il est à remarquer que cette activité plus grande des ♀ existe dans d'autres espèces. Chez *Phenacaspis pinifoliae* Fitch., Brown (1958), estime que la distance parcourue depuis le bouclier maternel par les jeunes larves ♀ est quatre fois supérieure à celle couverte par les ♂.

La dispersion des néonates de *P. pentagona* est donc le résultat d'un comportement différent propre aux individus de chaque sexe, dont l'intensité des réactions déjà visible à l'obscurité (activité migratrice plus grande chez les ♀ que chez les ♂) se verrait modifiée par des facteurs écologiques, où l'association température-éclairement jouerait le rôle principal. Quant à la fixation proprement dite, elle obéirait dans la plupart des cas à un simple réflexe de contact intervenant pourtant plus ou moins rapidement selon les conditions extérieures.

Ces quelques précisions apportées à l'analyse, puis à l'interprétation des particularités observées dans l'allure des contaminations de *P. pentagona*, nous permettent de penser que, *compte-tenu de la réaction possible des individus de chaque sexe, la dispersion des Diaspines* dans leur environ immédiat *et leur localisation* sur le végétal-hôte *sont étroitement régies par les conditions microclimatiques locales.*

L'aspect des contaminations observées dans chaque cas, revêt une grande importance dans une étude sur le parasitisme, car nombreux sont les auteurs qui estiment que la densité de l'hôte est en relation directe avec l'efficacité parasitaire d'un bon nombre d'espèces.

III. — LA PONTE

A. — Ses modalités dans chacune des espèces.

Nous avons vu dans la partie consacrée au cycle évolutif des trois Diaspines considérées que, dès le printemps, les conditions extérieures amènent un échelonnement dans la vitesse d'évolution des différents stades et par là même de la ponte. Généralement, celle-ci n'est pas achevée quand se manifestent les premières éclosions. Cette particularité rend donc difficile de considérer uniquement le nombre d'œufs observés sous le bouclier, pour obtenir une estimation de la capacité de ponte des ♀ de chacune des espèces.

A un moment donné, si la masse d'œufs retrouvés au contact du bouclier constitue l'un des éléments de la capacité de ponte, cette dernière doit comprendre, en plus pour être exacte, les œufs ovariens et le chorion de ceux déjà éclos. L'estimation de la ponte obtenue en comptant quotidiennement le nombre d'œufs déposés depuis la veille, se heurte à la difficulté constatée chez *P. pentagona* (Bénassy, 1958*e*). La nécessité de soulever le bouclier chaque jour entraîne en effet la mortalité très rapide de la femelle pondante, ce qui fausse la quantité d'œufs émis et modifie éga-

lement l'estimation exacte du sex-ratio de la descendance (Brown et Bennett, 1957).

Pour déterminer la capacité de ponte des deux espèces ovipares : *P. pentagona* et *A. rosae*, les seules sur lesquelles portent nos observations relatives à ce point particulier, nous avons totalisé les œufs ovariens et ceux déjà pondus au moment de l'éclosion de la première larve mobile.

Si dans ces conditions, nous n'obtenons qu'une capacité de ponte théorique, nous savons cependant que les variations observées par différents auteurs et rapportées par Balachowsky (1939), dans l'importance numérique de la ponte sous l'action de divers facteurs écologiques tels que le climat et la plante-hôte, sont déjà visibles à ce stade.

Pour éliminer l'influence possible de ce dernier facteur, nous nous sommes limité dans le cas de *P. pentagona* à l'étude de l'espèce sur une même plante-hôte, le mûrier, laissant aux seuls facteurs du milieu la responsabilité des variations observées.

Avec *A. rosae*, étudiée dans la région méditerranéenne, nous abordons un point particulier. Les variations enregistrées dans le nombre des descendants possibles entre les femelles des générations successives doivent être dues, comme précédemment aux facteurs climatiques puisque la plante-hôte reste identique en tant qu'espèce tout au long de l'année. Mais les modifications subies par la plante au cours de son bref cycle végétatif, peuvent avoir leur répercussion sur la nutrition des individus fixés et se traduire par une variation dans le nombre d'œufs formés.

En particulier, l'état physiologique du végétal pris dans le sens d'une vigueur variable selon les conditions de culture pourrait intervenir, pour entraîner une modification de la capacité de ponte des femelles évoluant dans deux localités écologiquement distinctes.

Les facteurs climatiques pourraient alors allier à une action directe, une autre indirecte par l'intermédiaire de la plante-hôte.

Pour représenter l'ensemble des résultats obtenus, nous classons les femelles de ces deux Diaspines en fonction de leur fécondité, exprimée par le nombre de descendants observés directement et par dissection. Ceux-ci sont répartis en classes successives, chacune différant de celle qui la précède immédiatement par une augmentation de quarante descendants, depuis 0-40 (classe 1) jusqu'à 280-320 (classe 8).

Chez *P. pentagona*, en 1955, lors du début de la génération printanière issue des ♀ hivernantes, le polygone de fréquence de celles-ci en fonction de leur fécondité présente un sommet pour les valeurs comprises entre 240 et 280 œufs (classe 7), à Antibes, entre 120-200 œufs (classe 4 et 5), à St-Genis-Laval (fig. 10).

La même année, en août, avant l'apparition des néonates de la deuxième génération annuelle, ce même polygone de fréquence possède de nouveau un sommet pour les valeurs comprises entre 240 et 280 œufs (classe 7) à Antibes et à St-Genis-Laval, pour des chiffres s'étageant classe 4, de 120 à 160 œufs.

La capacité de ponte de P. pentagona *dans un milieu donné reste donc identique au cours des générations successives* ; la seule variation possible se manifeste entre les individus situés dans des régions différentes, les autres conditions restant comparables entre elles. Dans le Midi méditerranéen, le nombre de descendants issus d'une femelle demeure supérieur à ce qu'il est comparativement dans le Lyonnais.

Chez *A. rosae*, les observations ont été effectuées sur la première et la deuxième génération annuelle au cours des années 1958 et 1959 et, comparativement dans

deux localités distinctes : la première sèche, la seconde humide (biotopes I et II, cf. chapitre II).

Le polygone de fréquence des femelles développées à partir des premiers stades hivernants, en fonction de leur fécondité, présente dans le biotope II un palier (fig. 10) pour les valeurs comprises entre 120 et 240 œufs (classe 4, 5 et 6). Les individus présents entre ces limites totalisent 84 p. 100 des cochenilles dénombrées. Le reste, soit 16 p. 100, possède une ponte variant de 80 à 120 œufs.

Par contre, dans la localité sèche (B I), les femelles observées dans les mêmes conditions se répartissent selon un polygone de fréquence doté d'un sommet classe 2, avec des pontes s'étageant de 40 à 80 œufs. Des cochenilles dénombrées, 80 p. 100 ne déposent pas plus de 120 œufs.

Selon le même principe, si nous considérons maintenant la répartition des

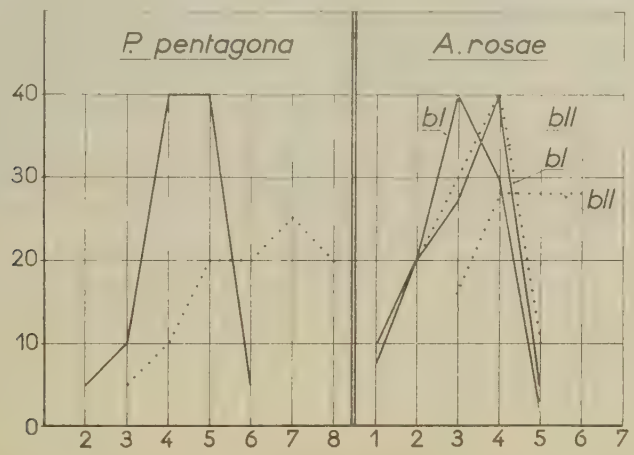

FIG. 10. — *Répartition des femelles en fonction du nombre d'œufs, groupés par 40 en classes, depuis 80 œufs (classe 1) jusqu'à 320 œufs (classe 7).*
— Chez *P. pentagona* : en trait plein : capacité de ponte des ♀, à St-Genis-Laval.
en pointillé : capacité de ponte des ♀, à Antibes.
— Chez *A. rosae* : en trait plein : capacité de ponte des ♀ de la 1ère génération annuelle, sur jeune bois (biotopes I et II).
en pointillé : capacité de ponte des ♀ de la génération hivernante, sur vieux bois (biotopes I et II).

femelles de la première génération annuelle fixées fin juillet sur rameaux de l'année, nous observons une différence moins marquée entre les deux localités. Les polygones de fréquence possèdent les mêmes limites ; le sommet de celui de la localité sèche — B I — se situe cependant classe 3 (80-120 œufs), tandis que l'autre se trouve classe 4 (120-160 œufs).

Dans les deux points d'observations intéressés, *A. rosae* offre donc sa capacité de ponte théorique la plus forte au printemps et la valeur atteinte demeure supérieure dans la localité humide et fraîche. Cependant, cette différence dans la capacité théorique de ponte des femelles entre les deux localités, très sensible au printemps, tout en se conservant, s'estompe au début de l'été.

Dans le milieu humide et frais, où nous le verrons (chapitre II), la densité des cochenilles fixées demeure en général la plus forte, les rameaux manifestent par rapport à ceux croissant dans le biotope sec et chaud, une plus grande vigueur qui peut justifier la capacité théorique de ponte toujours supérieure observée.

En effet, un accroissement de la densité des cochenilles fixées, parallèle à l'augmentation de vigueur du végétal-hôte est invoqué par HALL et FORD (1933), ULLYETT (1940), dans le cas de *Aonidiella aurantii* MASK. contaminant les *Citrus*. Ces derniers maintenus dans de bonnes conditions de culture se révèlent également plus aptes à héberger de fortes populations de *Chrysomphalus ficus* ASHM. (SCHWEIG et GRUNBERG, 1936 ; OSBURN et MATHIS, 1946).

Mais à cette action certaine de la plante-hôte, se superpose aussi, sur le développement de l'insecte, l'influence du climat, et, localement, celle du microclimat, surtout sensible au printemps.

A cette saison, la température par son action sur la vitesse d'évolution des femelles peut entraîner la différenciation d'un plus grand nombre d'ovogonies en œufs que durant l'été, période au cours de laquelle le développement est accéléré.

C'est à cette époque que les conditions microclimatiques du biotope I interviennent pour permettre aux femelles de ce milieu une évolution voisine de celle qu'elles manifestent l'été. Sur les quatre polygones de fréquence observés, trois, en effet, sont du même type, ce qui révèle des évolutions parallèles.

*La capacité théorique de ponte d'*A. rosae *témoigne donc d'une grande plasticité* sous la dépendance étroite des facteurs du milieu, où la plante-hôte possède vis-à-vis du climat représenté par la température, une influence prépondérante.

Quant à la descendance réelle dans ce cas, observée chez *Q. perniciosus*, elle divise les divers auteurs qui l'ont étudiée. Certains tels que MARLATT (1906), POPOVA (1938), ou LUDICKE (1950), ont mis l'accent sur sa fixité pour un végétal donné. D'autres comme TIMOFEIEVA (1937), l'ont trouvée variable, les femelles de la première génération émettant avec 87 individus moins de larves que celles de la deuxième génération avec 137 larves mobiles.

Les chiffres donnés par les divers auteurs et rapportés par GENTILE et SUMMERS (1958), sont très variables et s'échelonnent pour une seule femelle de 50 à quelques 400 individus selon les cas.

Il apparaît pourtant, d'après les observations fragmentaires effectuées sur ce point que l'opinion de SCHVESTER (1956), voisine de celle de BÖHM (1941), donnant comme descendance minima du Pou de San José sur pommier en France une soixantaine d'individus, est la plus vraisemblable.

Ces trois espèces possèdent ensemble la particularité que cette ponte, dont les modalités diffèrent, est le résultat d'une évolution parallèle conduisant les seules femelles normalement fécondées à s'assurer d'une descendance.

B. — Influence de l'accouplement. Variations observées.

Toutes les observations réalisées à ce jour sur les possibilités de parthénogénèse chez ces trois Diaspines ont révélé dans tous les cas, l'inexistence de ce type de reproduction.

En effet, la présence de ♂ chez *A. rosae* est nécessaire à la réalisation d'une ponte normale.

Telle est la conclusion à laquelle nous a conduit l'expérimentation conduite de la même façon que celle menée par VASSEUR et SCHVESTER dans le cas de *Q. perniciosus*.

Partant de végétaux contaminés par de jeunes larves et par élimination de leur

descendance ♂ au fur et à mesure de son apparition, tout en la conservant dans les témoins, ces auteurs ont constaté la présence de larves mobiles sur les seuls végétaux témoins. Dans les autres, cette absence de descendants est le résultat d'une ovogénèse anormale et incomplète visible par dissection des femelles. Celles-ci présentent également des troubles physiologiques dont la manifestation la plus sensible est la confection aberrante du bouclier (qui devient clair et floconneux), la distension du corps et l'apparition visible de l'extrémité du pygidium par dessous le bouclier.

Ces particularités, caractéristiques des femelles non fécondées, se retrouvent chez *P. pentagona*, où elles ont été précisées par suite des travaux nombreux consacrés à cette espèce, ces dernières années.

En effet, simultanément à Trinidad (Brown et Bennett, 1957 ; Bennett et Brown, 1958), en France (Bénassy, 1958*e*), et en Italie (Tremblay, 1958), les observations réalisées sur la Cochenille du mûrier conduisent à la conclusion qu'*en l'absence de ♂ les femelles vierges restent stériles et présentent une malformation du bouclier frappant à la fois sa structure et sa forme*. Celui-ci d'apparence normalement mate et vitreuse, de forme convexe, circulaire ou subcirculaire avec l'exuvie de la larve du premier stade centrale ou subcentrale, devient floconneux, brillant et s'allonge sans forme définie.

Cette altération du revêtement protecteur, manifestation des troubles physiologiques affectant ces femelles, est le résultat d'une modification de l'excrétion et du comportement de l'insecte. Celui-ci voit ses possibilités de se déplacer autour de son rostre inhibées ; seule lui est conservée la faculté de ramper en assurant de proche en proche, par oscillation de l'extrémité du pygidium, l'allongement du bouclier (Bénassy, 1958 *b*).

Dans de tels élevages, si nous libérons les ♂, la secrétion uniforme d'un bouclier régulier fait bientôt suite à celle incoordonnée du début, et les femelles fécondées pondent alors normalement. Cependant, cette faculté manifestée par les femelles de reprendre leur évolution typique semble s'atténuer avec le vieillissement.

L'expérimentation menée par accouplement différé de femelles vierges, nous a montré, en effet, que la proportion de celles qui gardent ultérieurement un bouclier floconneux abritant un nombre d'œufs très restreint, augmente avec l'âge. Comparativement chez toutes les femelles qui ont rectifié leur bouclier, la ponte semble normale quant au nombre d'œufs. Dans la répartition des sexes pourtant il y a, dès ce stade, une prédominance visible des ♂, par suite du caractère distinctif lié à la pigmentation des œufs.

Chez les femelles normalement accouplées au contraire la ponte est constituée en général d'œufs rouges femelles, et d'œufs blanc mâles, en proportion identique bien qu'on observe à l'échelle individuelle de grandes variations.

Cette distinction visible sur la ponte est à rapprocher de celle effectuée par Tremblay (1959), sur les follicules ovariens retrouvés par dissection. Ils sont de deux types.

Le premier, commun chez les Coccides, possède un ovocyte avec son noyau central et son épithélium folliculaire. Les trois cellules nourricières situées à son sommet assurent le développement du vitellus et dégénèrent quand, l'ovocyte formé, le premier globule polaire a été expulsé.

Dans le deuxième type, les cellules nourricières dégénèrent précocement laissant à l'épithélium folliculaire le soin de pourvoir au développement du vitellus nécessaire

au futur embryon. Tandis que l'ovocyte croît, le vitellus se disperse sous forme de masses arrondies dans l'épithélium folliculaire, donnant à l'ensemble du follicule ovarien un aspect boursouflé. Ayant atteint sa taille maxima avant la maturité du noyau, le follicule reprendra un aspect normal parallèlement aux premières divisions du syncarion.

Ce follicule ovarien déformé et globuleux se retrouve en grand nombre chez les femelles vierges accouplées au-delà de la période de fécondation habituelle et dont la descendance est à nette dominance mâle. Comme l'on n'observe pas, d'après l'auteur italien, de follicules de ce type chez les femelles fécondées à la date normale, cette particularité semble vouer ces follicules à évoluer en ♂ dès leur fécondation.

Celle-ci s'effectue dans l'ovariole même (Balachowsky, 1939), le transport des spermatozoïdes étant assuré par la cellule de *Krassilstchick* (Pesson, 1950), figurée par l'auteur italien au contact des deux types d'ovocytes.

Il est à remarquer cependant que chez les Cochenilles, l'accouplement et la fécondation sont deux processus distincts qui se succèdent dans le temps.

Dans le cas d'une évolution normale, la fécondation suivrait immédiatement l'accouplement, ce qui permettrait aux œufs ♂ (par suite de leur modification de forme intervenue à la fécondation) d'avoir le même aspect que les œufs ♀. La dissection effectuée à cette période révèle en effet la seule présence de ce type morphologique d'œuf.

Par contre, le délai séparant les deux phénomènes, réduit dans le premier cas, augmenterait avec l'âge des femelles, si l'on en juge par les expériences d'accouplement différé. Les dissections pratiquées, en effet, révèlent la présence simultanée des deux types d'œufs, distinction qu'une dissection plus tardive devrait normalement supprimer.

Cette notion de délai nous expliquerait donc les différences observées dans l'aspect morphologique des jeunes embryons retrouvés dans les deux cas, mais reste sans valeur pour l'interprétation de la modification du sex-ratio en faveur des ♂, chez les femelles tardivement accouplées.

L'étude cytologique de l'espèce menée par les auteurs américains déjà mentionnés, sur des femelles accouplées à la date normale et, comparativement beaucoup plus tard, a montré que le caractère ♂ est lié à l'haploïde des embryons. Celle-ci se trouve réalisée par élimination des chromosomes paternels dès les premières divisions du développement embryonnaire, bien que tous les embryons dans les premiers stades de l'embryogénèse soient diploïdes et possèdent seize chromosomes.

Cette élimination, par suite de l'influence marquée du vieillissement des ♀ sur le sex-ratio, se trouve donc sous la dépendance presque exclusive de facteurs physiologiques de l'ovaire, puisque, comme le suggère Hugues-Schrader (1948), les facteurs génétiques auraient un rôle limité dans la détermination du sexe.

Ce dernier serait lié à l'état haploïde ou diploïde de l'embryon, les facteurs physiologiques de l'ovaire étant « prédéterminants ».

Tous les ovocytes boursouflés, distendus, reconnus comme ♂ par Tremblay entraîneraient donc cette élimination, tandis que dans la fraction à aspect morphologique de femelles à vocation diploïde, le vieillissement amènerait une proportion toujours plus réduite à évoluer en femelle.

Que ce soit dans la formation du bouclier ou les modalités de la ponte et du sex-ratio, l'analyse de chacun de ces phénomènes par l'étude expérimentale réalisée sur

P. pentagona, donne donc à l'action des facteurs physiologiques de l'insecte la place prépondérante dans l'interprétation des particularités observées. Si nous joignons à ces observations celles identiques réalisées sur *Parlatoria oleae* COLVEE (STAFFORD, 1947), ou *Phenacaspis pinifoliae* FITCH. (BROWN, 1959), nous sommes amené à la conclusion suivante.

Chez les Cochenilles-Diaspines, une modification apportée à la bonne harmonie de l'ensemble des fonctions physiologiques par la suppression temporaire ou définitive des ♂, perturbe chez la femelle l'activité secrétrice, le comportement et trouble l'ovogénèse pour entraîner une variation dans le rapport des sexes et interdire à la limite toute descendance.

IV. — L'IMPORTANCE DE L'ALIMENTATION

L'étude antérieure générale sur les rapports écologiques entre les Cochenilles-Diaspines et leurs plantes-hôtes de SCHVESTER (1956), consacre une partie de sa documentation aux facteurs désignés par l'auteur sous le nom de « chimico-physiologiques ». Ils concernent les rapports plus ou moins étroits s'établissant par la nutrition entre l'Insecte et son hôte végétal.

Or, la substance même de l'alimentation de tous les Hémiptères suceurs, la sève élaborée, peut varier à la fois qualitativement et quantitativement en fonction de conditions écologiques variées, passées en revue par l'auteur. Nous avons donc recherché un milieu d'élevage relativement constant afin de dissocier, chez les trois espèces étudiées, l'action propre de la nutrition de celles des autres données extérieures en faisant appel à divers fruits, racines ou tubercules au seuil de la maturité.

Diaspines toutes trois polyphages à des degrés variés, elles ont été « *testées* » à partir d'œufs ou de larves mobiles récoltées à l'extérieur sur leur hôte-végétal normal, sur tubercules de pomme de terre, sur Cucurbitacées variées (*Citrullus vulgaris, Cucurbita* sp., *Cucumis dipsaceus*) et, en plus dans le cas d'*A. rosae*, sur poire, pomme, coing et racines de betterave potagère.

L'ensemble des résultats obtenus est consigné dans le tableau 4, où pour chaque Cochenille étudiée, nous avons considéré les deux phases successives : fixation d'abord, puis développement ultérieur jusqu'à l'adulte et la ponte.

Pseudaulacaspis pentagona admet le tubercule de pomme de terre et les fruits des diverses Cucurbitacées proposées comme plantes-hôtes. Elle s'y développe normalement ; son cycle évolutif à la température moyenne de 27°C pour une humidité relative de 60-70 p. 100 se décomposant comme suit dans les deux cas : 10 jours de la néonate jusqu'au deuxième stade larvaire ; durée de ce dernier de 9 à 12 jours environ. Seule la femelle normalement fécondée pond. Les premières néonates commencent à éclore de 14 à 15 jours après la dernière mue avant l'achèvement complet de la ponte. Sous ces conditions constantes, la durée d'évolution est de 37 à 38 jours environ. De même chez *Q. perniciosus*, où la durée totale du cycle évolutif atteint les mêmes chiffres, celle des divers stades successifs est identique à ce que nous observons chez *P. pentagona*. Cependant, sur *C. dipsaceus*, de 20 à 30 p. 100 des néonates fixées au premier stade n'évoluent pas ultérieurement.

Chez *A. rosae*, l'insecte réagit d'une façon qui lui est propre dans chaque cas particulier.

TABLEAU 4

Essais d'élevage des trois Diaspines sur hôtes-végétaux anormaux.

Hôte végétal	*Q. perniciosus*		*P. pentagona*		*A. rosae*	
	Fixation	Développement	Fixation	Développement	Fixation	Développement
Pomme de terre	+	+	+	+	—	—
Citrullus vulgaris ...	+	+	+	+	+	—
Coloquinthis sp.	+	+	+	+	+	—
Cucurbita sp.	+	+	+	+	+	—
Cucumis dipsaceus ..	+	+	+	+	+	—
Poire					+	+
Coing					+	+
Pomme					—	—
Betterave potagère .					+	+

+ = résultats positifs.
— = résultats négatifs.

Lors des divers essais réalisés, le tubercule de pomme de terre s'avère inopérant pour la fixation ; toutes les néonates en effet meurent sans avoir manifesté un quelconque intérêt pour le support végétal qui leur est offert. Par contre, sur fruits de Cucurbitacées variées, l'insecte se fixe, forme le bouclier caractéristique du premier stade larvaire, et, généralement n'évolue pas plus avant. Seuls enfin, parmi les hôtes végétaux anormaux proposés, les poires, les coings et les racines de betterave potagère donnent à la Cochenille après sa fixation, la possibilité d'atteindre sa complète évolution, puis de pondre normalement.

Néanmoins, dans l'ensemble des élevages ainsi observés, certaines particularités se manifestent. Elles concernent l'importance relative des deux sexes dans les élevages atteignant le terme de leur évolution et la faible fraction d'insectes qui, sur *C. dipsaceus*, muent au deuxième stade larvaire.

Dans le premier cas, on doit remarquer, lors d'élevages sur betterave potagère, l'abondance presque exclusive des follicules ♂ par rapport aux boucliers femelles. Ce fait se double dans le cas des élevages sur poire, d'une vitesse d'évolution différente qui conduit les follicules ♂ à se manifester plus tôt que les deuxièmes stades ♀. Dans le deuxième cas (fixation sur *C. dipsaceus*), la Cochenille après avoir franchi le seuil du deuxième stade larvaire femelle, n'évolue pas ultérieurement et possède un bouclier de forme inhabituelle. De texture et d'aspect normaux, il diffère du bouclier arrondi typique de ce stade par son allongement. Parallèlement l'individu qu'il recouvre, sans augmenter de taille, allonge son rostre et se localise à l'une des extrémités ; l'autre est occupée par l'exuvie larvaire du premier stade. Cette particularité, bouclier aberrant dû au comportement anormal de la Cochenille le confectionnant, est à rapprocher d'un phénomène analogue étudié précédemment chez les ♀ vierges de *P. pentagona* où le bouclier demeure floconneux à l'inverse de ce que l'on observe chez *A. rosae*. Dans les deux cas précis considérés, le bouclier serait donc en quelque sorte l'indice du développement harmonieux des deux principales fonctions chez les Diaspines. En effet, les troubles physiologiques liés soit à une alimentation anormale, soit à une ovogénèse incohérente, peuvent affecter la structure et la forme du revê-

tement protecteur, parallèlement à l'arrêt de développement observé chez l'insecte.

C'est le cas chez *Q. perniciosus*, chez *A. aurantii* (Flanders, 1951), où la modification du régime alimentaire (passage des Rosacées aux fruits de *C. vulgaris*) dans le premier cas, des *Citrus* aux tubercules de pomme de terre dans le deuxième, amène un certain nombre d'individus à confectionner un bouclier aberrant. Il devient floconneux par suite d'ovogénèse anormale chez les femelles vierges de *Parlatoria oleae* Colvee (Ezzat, 1957). Des cas d'arrêt de développement au premier stade larvaire sont observés chez *Q. perniciosus* lors du passage inverse des fruits de *Citrullus* aux rameaux de pommiers (Bénassy, 1958 *d*).

Si les précisions apportées, ne fournissent dans le cas des deux premières Diaspines polyphages (*Q. perniciosus* et *P. pentagona*), que des méthodes d'élevages pratiques de laboratoire, elles nous permettent cependant d'entrevoir chez *A. rosae* certains des mécanismes entrant en jeu dans la limitation de sa polyphagie. Si certains hôtes, tels que le tubercule de pomme de terre, ne sont pas favorables à la fixation des jeunes larves, il en est d'autres qui après la fixation ne permettent pas l'évolution de la Cochenille, l'arrêtent à un stade précis ou modifient le sex-ratio.

Les deux avant-dernières particularités revêtent un intérêt certain dans l'étude écologique entreprise. Ces élevages donnent en effet, une méthode d'analyse des étroites corrélations existant entre le développement de la Cochenille et celui de ses divers parasites dont l'étude conduit à l'interprétation satisfaisante des mécanismes d'interdépendance entre les parasites et leur hôte, tels qu'ils sont exposés ultérieurement.

CHAPITRE II

ANALYSE DES FACTEURS RÉGLANT LA PULLULATION DES TROIS ESPÈCES CONSIDÉRÉES

I. — ÉTUDE D'*A. ROSAE* DANS SON MILIEU NATUREL

A. — Mise en évidence et répartition des divers éléments en présence.

a) Le milieu physique :

1° *Caractéristiques climatiques.*

Les observations rapportées sur *A. rosae* Bouché contaminant diverses cultures de framboisiers, ont été réalisées dans le milieu physique particulier que constitue la vallée de la Siagne. De surface réduite grossièrement triangulaire, elle est soumise à l'influence prépondérante de la mer. A l'ouest et au nord-ouest, elle est abritée par le massif du Tanneron du vent du nord dont elle ne reçoit que l'une des composantes et, sur sa bordure nord-est, par les collines au-dessus de Cannes.

Dans ce type de région, les relevés météorologiques nous donnent les caractéristiques du climat, valables pour tous les points de la zone intéressée. Mais liée étroitement par son mode d'existence à son hôte végétal, la Cochenille subit parallèlement à lui l'influence du climat d'abord, puis du microclimat. Pour tenir compte de l'action possible de celui-ci sur les pullulations d'*A. rosae*, nous avons opéré dans deux biotopes différents :

— Le premier est situé en terrain découvert au milieu de la vallée, sur sol sec et sableux. Il est désigné par la suite sous le terme de biotope I (B I).

— Le second, placé en bordure d'un ruisseau longeant une butte plantée d'arbres forestiers est comparativement au premier, plus humide et plus frais. Appelé biotope II, dans le cours de ce travail, il y figure aussi sous l'abréviation B II.

D'après les premiers sondages effectués dans les deux biotopes ainsi définis, la contamination par la Diaspine ne dépasse pas en général 30 cm de hauteur depuis le niveau du sol. Cette observation nous a déterminé à considérer comparativement dans les deux points de relevés les populations réparties dans les trois zones d'égale importance et situées par rapport au niveau du sol, successivement entre 0-10 cm, 10-20 cm et 20-30 cm de hauteur.

Vu les difficultés matérielles rencontrées pour relever sur place les caractéristiques microclimatiques de chaque biotope et celles des différents niveaux considérés dans les deux localités, nous avons procédé à des essais à Antibes, dans le jardin du Laboratoire doté d'une orientation voisine de celle de la vallée de la Siagne.

Ceux-ci avaient pour but de nous renseigner sur l'existence et le sens des variations à attendre du point de vue température dans les deux localités considérées.

Excluant dans l'immédiat le couvert végétal, susceptible de modifier les fluctuations de la température au niveau du sol, nous nous sommes intéressé tout d'abord à la répercussion du caractère sec ou humide des deux localités, sur les températures enregistrées à chaque niveau.

Pour cela, à côté du poste météorologique classique destiné à nous renseigner sur les caractéristiques climatiques du lieu, nous avons utilisé l'enregistrement par sondes thermoélectriques pour les précisions microclimatiques.

Les trois premières étaient disposées respectivement à 0 cm, 10 cm et 20 cm de hauteur le long d'une tige fichée dans un sol découvert sec et sableux, rappelant par son

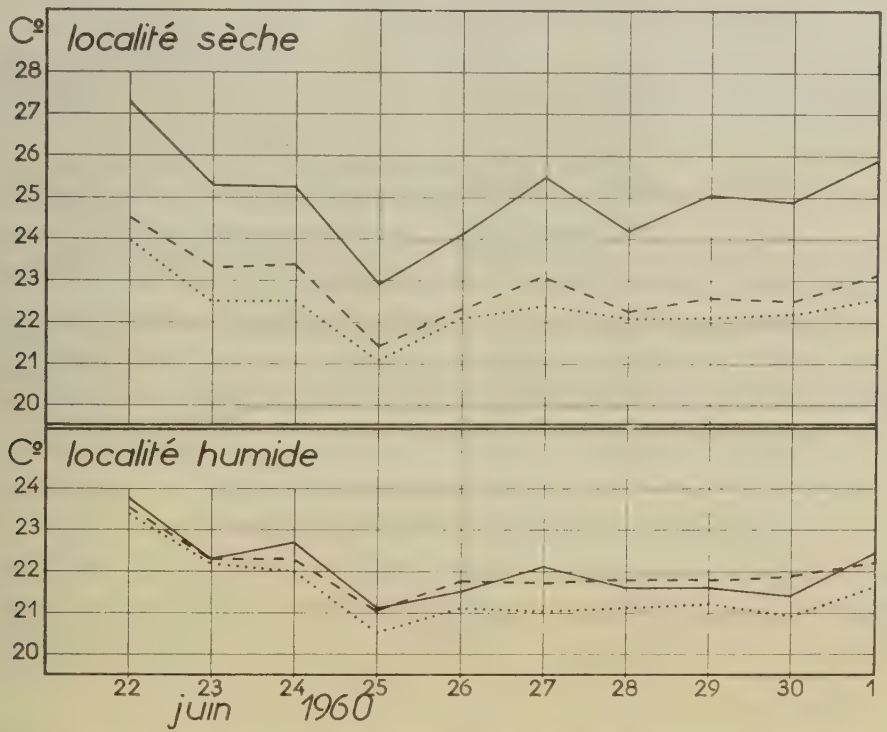

Fig. 11. — *Caractéristiques microclimatiques des 2 localités expérimentales en fonction de la température moyenne journalière relevée à chaque niveau.*
— en trait plein : niveau 0-10 cm.
— en trait tireté : niveau 10-20 cm.
— en trait pointillé : niveau 20-30 cm.

allure les caractéristiques du biotope I. Les trois suivantes étaient étagées de la même manière. Mais le pied de la tige les supportant se situait dans le fond d'un fossé où circulait en permanence un filet d'eau. Cette particularité se rapprochait étroitement de l'ambiance du biotope II.

Nous avons procédé à ces observations en 1960, du 20 juin aux premiers jours d'août, période durant laquelle, nous le verrons, se situent tous les ans des phénomènes déterminants pour l'évolution de ces populations.

Considérons tout d'abord, les variations observées durant 24 heures, dans les deux localités. Les valeurs atteintes par la température à chaque niveau, évoluent dans le même sens dans le cours de la journée : elles passent, par un minimum à 4 heures du matin et par un maximum à 12 heures.

Dans la localité sèche les différences observées entre les niveaux, peu sensibles la nuit, s'amplifient dès le lever du jour ; elles sont maxima à midi. La température quotidienne, la plus forte, est enregistrée au niveau du sol et décroît graduellement à mesure que l'on s'en éloigne.

Un phénomène du même ordre intervient dans la localité fraîche, mais les différences notées au cours de la journée entre les deux niveaux — le ras du sol gardant son caractère de lieu le plus chaud — déjà réduites à midi, sont inexistantes durant toute la nuit.

Dans le premier cas, le caractère aride de la localité individualise un net gradient thermique à partir du sol, mais dans la seconde, cette échelle des températures en fonction du niveau demeure beaucoup plus imprécise.

Pour obtenir cependant une comparaison exacte entre ces deux localités, nous avons considéré pour une décade (22 juin — 1er juillet 1960), la température moyenne journalière observée à chaque niveau.

Si nous classons les divers points d'observations par ordre décroissant de leur température à partir de la plus forte, nous obtenons la répartition suivante (fig. 11) : 0 cm, 10 cm, 20 cm, dans la localité sèche, puis successivement dans l'autre : 0 cm, 10 cm, 20 cm, les deux premiers niveaux dans ce cas n'étant pas toujours nettement distincts.

Cette gamme étagée de températures nous confirme la distinction marquée qui détermina le choix initial des deux localités. Elle permet également d'attendre des variations dues aux influences microclimatiques, soit entre chacun des niveaux, dans la localité sèche, soit entre les deux niveaux inférieurs et le supérieur, dans l'autre.

2° *Le microclimat des cultures.*

Depuis les travaux de Geiger et de son école, il est maintenant établi que tout peuplement végétal possède un microclimat particulier. Les plantes ont, comme tout être vivant, une température, une humidité propres. Durant leur phase végétative, par leur changement de forme, de taille, elles affectent la température et l'humidité du sol dans lequel elles poussent comme celles de l'air ambiant.

La culture du framboisier, végétal à port buissonnant, se conduit en lignes sur lesquelles les plants sont disposés à forte densité. Il en résulte dès la seconde année de plantation, par suite des nombreux rejets (se développant à partir du pied-mère) arqués et liés ensemble dès qu'ils atteignent 50 à 80 cm de hauteur, des barrières végétales parallèles, séparées les unes des autres, par une bande de sol nu.

Celle-ci, nettement visible dans le biotope I, tend par contre à devenir inexistante dans le biotope II, par suite de l'abondance de la végétation.

La pratique constante de l'irrigation dans les deux localités d'observations, tend à uniformiser le milieu physique de la culture, en atténuant les différences visibles dans les microclimats des lignes plantées et des bandes intercalaires. Chaque culture considérée comme un tout indépendant est caractérisée dans ces conditions par l'existence en son centre d'une forte hygrométrie. Les températures maxima se retrouvent alors, comme l'ont observé Godard (1949) et divers auteurs cités par Geiger (1950), non plus au niveau du sol, mais au sommet des végétaux.

Il est donc possible d'estimer que les données microclimatiques des deux biotopes auront dans chaque culture, leur répercussion propre, selon les saisons.

Elle se traduira en général dans la localité sèche par une variation continue, dans un sens ou dans l'autre, des températures, en fonction du niveau, depuis le ras du sol et revêtira dans l'autre un caractère beaucoup moins précis, la variation de température la plus nette apparaissant entre le niveau supérieur et indistinctement les deux autres. L'humidité relative dans ces deux milieux suivra une variation inverse de celle de la température.

b) Le milieu biologique :

1° *La plante-hôte.*

Arbuste se reproduisant par l'apparition annuelle de nombreux rejets à la base du pied-mère, l'évolution du framboisier se caractérise par deux points précis.

Le premier est la relative brièveté d'existence des rameaux. Apparus au printemps d'une année, ils se dessèchent complètement à partir du mois de juillet de l'année suivante.

Dès l'automne et au cours de l'hiver situé entre ces deux périodes, se produit un phénomène d'exfoliation plus ou moins accusé des tiges. L'écorce superficielle après s'être fendue longitudinalement, se dessèche et se soulève pour, à la limite, se détacher par place en lambeaux.

Ces particularités revêtent, nous le verrons, une grande importance dans l'étude entreprise sur des insectes liés à leur plante-hôte durant toute leur évolution.

2° *Les ennemis naturels.*

Leur étude tend à préciser par l'inventaire exact de la faune gravitant autour d'*A. rosae* en cours d'année, quelles sont les diverses espèces en cause, quelle peut être leur importance relative les unes par rapport aux autres, soit annuellement, soit en cours de saison, entre les deux biotopes et ceci pour chaque niveau.

Méthode d'étude.

C'est avant tout une méthode d'analyse. Elle consiste à placer en éclosoirs conservés au laboratoire les échantillons récoltés périodiquement toute l'année à raison d'un tous les 15-21 jours au cours de la phase hivernale et d'un tous les dix jours environ durant tout le reste de la saison.

L'échantillon porte sur six rameaux coupés au ras du sol et prélevés à raison de deux sur chaque bordure du champ et de deux sur la ligne médiane. Le rameau est fragmenté à partir de la base en trois morceaux de 10 cm de hauteur et toutes les portions de tige d'un même niveau sont groupées dans un seul éclosoir. Il est à remarquer cependant que cette méthode n'est valable que si elle est utilisée toute l'année.

En effet, les fragments végétaux sont soustraits à leur milieu naturel et se dessèchent rapidement. Il s'en suit la mortalité totale plus rapide de tous les stades de l'hôte, doublée de celle des divers parasites qui n'ont pas atteint au moins le stade « larve-mûre ». Ce fait revêt surtout une grande importance durant la phase hivernale, traversée en majorité par les individus d'*A. rosae* au premier stade larvaire et, pour ceux des divers parasites, par des stades différents d'évolution selon l'espèce

considérée. C'est ainsi par exemple qu'*Arrhenophagus chionaspidis* ou *Aspidiotiphagus citrinus* hivernant tous deux comme jeunes larves, et parfois en tant qu'œufs pour le dernier, dans les premiers stades de leur hôte, sont absents de tous les relevés hivernaux. Ils n'en existent pas moins. Par contre, des espèces telles que *Pteroptrix dimidiatus*, *Adelencyrtus aulacaspidis*, *Apterencyrtus microphagus* qui se retrouvent toutes au seuil de l'hiver à l'état de larve mûre ou de nymphe dans leur hôte, se manifestent en grand nombre durant les deux premiers mois de l'année.

Ces restrictions apportées, les résultats obtenus par cette méthode donnent la liste des espèces constituant la biocénose d'*A. rosae*, et pour chacune d'entre elles, leur importance totale ou relative par rapport aux autres, comme leur répartition dans l'espace et dans le temps. Cette pratique de la mise en éclosoirs facilite également une ébauche du cycle évolutif des divers parasites ou prédateurs, quant au nombre de générations qui se succèdent annuellement. Elle ne permet pas pour autant une estimation exacte des dates d'apparition, sauf peut-être en période estivale où les conditions réalisées dans les éclosoirs avoisinent celles observées dans les plantations.

Les espèces présentes.

La mise en éclosoirs systématique de tous les échantillons prélevés, pratiquée durant trois années consécutives, nous a révélé l'existence des espèces suivantes.

Ce sont parmi les prédateurs, deux espèces de Scymnides (Coléoptères Coccinellidae), dont la détermination exacte n'a pas été faite, car leur présence sporadique et leur importance difficilement chiffrable, les ont fait exclure de notre étude où nous avons conservé uniquement les parasites.

Ils sont représentés par six espèces principales toutes endophages (si l'on excepte ici les quelques rares individus d'*Aphytis* sp. et d'*Azotus* sp. récoltés çà et là),appartenant au groupe des Chalcidiens et réparties pour deux dans la famille des Aphelinidae avec *Aspidiotiphagus citrinus* Craw. et *Pteroptrix dimidiatus* Westwood et pour les quatre suivantes dans celle des Encyrtidae, la première *Arrhenophagus chionaspidis* Aur. intégrée dans la tribu des *Arrhenophaginae* et les trois suivantes : *Adelencyrtus aulacaspidis* Brèthes, *Apterencyrtus microphagus* Mayr. et *Thomsonisca typica* Mercet dans celle des *Encyrtinae* (Ferrière, 1953).

Espèce cosmopolite parthénogénétique (Thompson, 1944), *A. citrinus* attaque tous les stades évolutifs des hôtes dont elle est issue, depuis le premier stade fixé jusqu'à la femelle pondeuse. Étudiée plus spécialement du point de vue biologie par Taylor (1935), aux Iles Fidji, au cours du travail relatif à *Aspidiotus destructor* Sign., l'auteur en avait soupçonné la possibilité de se développer aux dépens des stades post-embryonnaires d'autres Chalcidiens, parasites de Diaspines. Cette hypothèse se trouve vérifiée dans le cadre de ce travail, où nous observons à l'automne des cas de parasitisme secondaire, dûs à cette espèce, sur larves mûres de *P. dimiatus*, *A. aulacaspidis* et *A. microphagus* (Bénassy, 1956).

La Cochenille joue le rôle de facteur limitant l'évolution d'*A. citrinus*, parasite primaire. L'entrée en diapause de l'hôte entraîne celle du Chalcidien, mais sa croissance continue fournit à l'hyménoptère un milieu d'évolution satisfaisant où il se développe alors selon ses exigences propres (Bénassy, 1958*a*).

Pteroptrix dimidiatus West., insecte parthénogénétique, bien que des ♂ se manifestent en nombre restreint, présente vis-à-vis du précédent une polyphagie beaucoup

plus réduite. MARCHAL (1909), l'étudie comme parasite efficace de *Quadraspidiotus ostreaeformis* CURT. et d'*Epidiaspis leperii* SIGN., sur lesquels serait calqué étroitement son développement, si l'on compare les cycles évolutifs (nombre de générations et dates d'apparition) donnés par l'auteur pour le parasite et ses hôtes. La ponte

FIG. 12. — Adelencyrtus aulacaspidis BRÈTHES :
Adulte et caractères distinctifs de l'espèce : antenne et nervation alaire.

s'effectuerait dans les jeunes larves venant juste de se fixer. SCHMUTTERER (1953) élève les deux sexes de trois espèces de *Quadraspidiotus* : *ostreaeformis*, *gigas* et *zonatus*, hôtes chez qui l'adulte du Chalcidien sélectionne les deuxièmes stades larvaires ♀ pour pondre ses œufs. Si THOMPSON (1944) signale cette espèce comme parasite d'autres Diaspines, elle serait inféodée en France à la biocénose d'*A. rosae* auprès de laquelle nous l'avons toujours retrouvée dans les échantillons de la vallée de la Siagne

d'abord, et ceux prélevés dans le Lyonnais (St-Genis-Laval) ou, à Savigny, en Côte-d'Or.

Moins polyphage encore, telle apparaît être *Arrhenophagus chionaspidis* Aur. espèce également parthénogénétique qui, tout au moins en Europe, n'a été retrouvée

Fig. 13. — Apterencyrtus microphagus Mayr.
Adulte et caractères distinctifs de l'espèce : antenne et nervation alaire.

que sur un petit nombre d'espèces, en particulier *A. rosae* par Mercet (1921), Balachowsky (1930), Ferrière (1949), et Kostarab (1959). Comme la précédente, elle fait partie intégrante des ennemis naturels de cette Diaspine. Dans tous les points précédemment cités, où nous avons récolté cette dernière Cochenille, les adultes d'*A. chionaspidis* éclosent indistinctement des deux stades larvaires ♀ et ♂ (pronym-

phes), pour une ponte normalement déposée dans les jeunes larves dès leur fixation ou après leur première mue.

Adelencyrtus aulacaspidis Brèthes (fig. 12) est la seule espèce spécifique de la biocénose. Toutes les mentions qui en sont faites par différents auteurs depuis Brèthes (1914) jusqu'à Balachowsky (1954), le dernier en date, la donnent comme attaquant uniquement les femelles de tout âge de cette Cochenille, bien que nos observations nous montrent que les deuxièmes stades larvaires ♀ ne sont pas épargnés lors de la ponte. Ferrière (1949) mentionne le comportement particulier des adultes de l'espèce. A l'égal d'autres hyménopètres parasites, ils se nourriraient des humeurs de leur hôte, libérées au niveau des points d'insertion de la tarière dans le tégument, lors de la ponte.

Des deux autres espèces restantes, *Apterencyrtus microphagus* Mayr. (fig. 13) constitue à ce jour la plus connue, car elle a été récoltée et élevée d'hôtes variés, dans divers pays.

En Europe, elle est principalement parasite d'*A. rosae*, de *Chionaspis salicis* L. (Ferrière, 1949) et de *Lepidosaphes ulmi* L., hôte chez qui, d'après Griswold (1926), les larves du Chalcidien se développeraient en tant que prédatrices des œufs. Obtenue du même hôte par Suter (1932), puis par Schmutterer (1955) à Erlangen pour les deux sexes, l'espèce possèderait, d'après les élevages de l'auteur allemand, une seule génération annuelle en Bavière. Dans le Bassin méditerranéen, nous l'avons récoltée à l'automne comme parasite de *Q. zonatus* Fraunf fixé sur figuier. Laporte (1949) l'observe évoluant aux dépens de *Chrysomphalus ficus* Ashm. en Algérie où elle constituerait un parasite efficace durant la seule arrière-saison, ce qui la fait donner par l'auteur comme espèce avant tout septentrionale, et Tschumakova (1957), la retrouve comme parasite du Pou de San José dans les provinces maritimes de l'U. R. S. S..

Espèce polyphage, mais notée comme inféodée, jusqu'à ce jour, aux seules espèces du genre *Chionaspis* (Ferrière, 1955, Schmutterer, 1955), *Thomsonisca typica* Mercet (fig. 14) présente la particularité vis-à-vis des espèces précédentes d'être normalement bi-sexuée. Les adultes pondent et se développent dans les femelles de tout âge d'*A. rosae*.

Répartition des ennemis naturels.

Dans l'espace. — Nous avons donné comparativement, pour chaque espèce et chaque année, l'importance numérique des ennemis naturels d'*A. rosae* récoltés au cours de trois années d'observations dans les deux biotopes considérés, dans le tableau 5. Pour la commodité des relevés, nous avons défini les années en suivant les saisons, ce qui nous vaut de commencer par exemple l'année 1956 le 1er décembre 1955, pour la terminer le 30 novembre suivant et de considérer les saisons du 1er décembre au 28 février, pour l'hiver, du 1er mars au 31 mai, pour le printemps et ainsi de suite.

Les échantillons mis chaque fois en éclosoirs possèdent un volume comparable : ils intéressent six fragments de rameaux de 10 cm de hauteur dont le diamètre moyen, d'après les mensurations faites, est de 10 mm environ. Le nombre d'individus éclos, compte-tenu des restrictions apportées antérieurement à l'utilisation de cette méthode, reflète donc le nombre d'insectes effectivement prélevés à l'extérieur dans les plantations. Les chiffres obtenus entre les années et les différentes espèces sont donc comparables.

FIG. 14. — Thomsonisca typica MERCET
Adulte et caractères distinctifs de l'espèce: antennes ♂ et ♀, nervation alaire.

TABLEAU 5

*Importance numérique des ennemis naturels d'*A. rosae *au cours des trois années d'observations dans les biotopes I et II de la vallée de la Siagne (Alpes-Maritimes).*

	1956 (1)		1957		1958	
Biotopes	I	II	I	II	I	II
Pteroptrix	305	281	256	1 251	261	999
Adelencyrtus	151	365	156	334	181	554
Apterencyrtus	70	148	64	191	97	264
Arrhenophagus	17	205	5	85	23	233
Thomsonisca	262	134	13	43	15	34
Aspidiotiphagus	2	19	1	2	1	25
Total	737	1 152	495	1 906	578	2 109

Saison : de décembre inclus à novembre inclus.
(1) Chiffres obtenus sur la période allant de mars à novembre inclus.

D'une façon générale, *le biotope frais et humide (B II) héberge un plus grand nombre de parasites que celui sec et chaud (B I)*. Cette même différence se retrouve dans l'importance numérique de chacune des espèces, comparativement dans les deux biotopes. C'est ainsi par exemple qu'au cours de l'année 1958, 999 adultes de

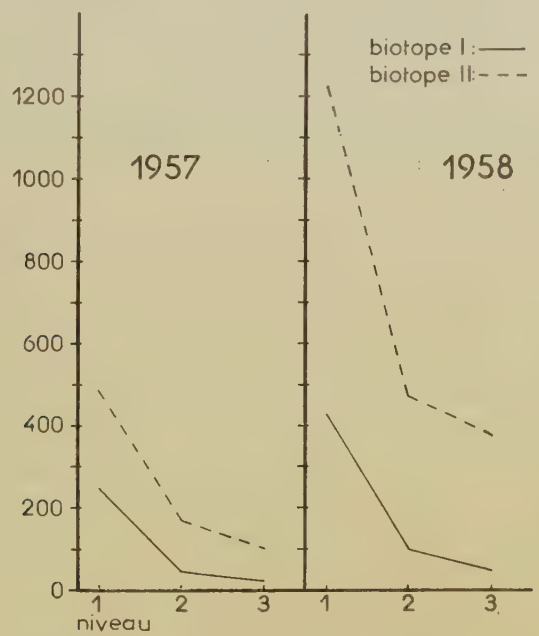

FIG. 15. — *Importance numérique de l'ensemble des parasites éclos, en fonction du biotope et du niveau, pour les années 1957 et 1958.*

Pteroptrix sont récoltés dans B II pour 261 seulement dans B I sur un ensemble total d'insectes éclos dans les mêmes conditions de 2109 contre 578.

A cette première différence affectant le nombre d'insectes récoltés entre les deux places où s'effectuent nos relevés, se superposent les observations faites pour

TABLEAU 6

*Importance numérique des ennemis naturels d'*A. rosae *en fonction du niveau, dans chaque biotope.*

Biotopes		*Pteroptrix*		*Adelencyrtus*		*Apterencyrtus*		*Arrhenophagus*		*Thomsonisca*		*Aspidiotiphagus*		Total	
		I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
1957 (1)	3	15	54	3	24	1	14	0	7	1	18	/	/	20	117
	2	18	87	13	43	7	21	0	18	1	6	/	/	39	175
	1	135	202	54	100	21	88	4	60	10	14	/	/	224	464
	Total	168	343	70	167	29	123	4	85	12	38	/	/	283	756
1958	3	12	110	25	185	9	43	2	30	1	8	0	1	49	377
	2	32	181	36	141	13	53	5	78	10	9	0	9	96	471
	1	217	708	120	228	75	168	16	125	4	17	1	15	433	1 261
	Total	261	999	181	554	97	264	23	233	15	34	1	25	578	2 109

(1) Pour l'année 1957, les résultats concernent la période s'étendant du 1er juin ou 30 dovembre inclus.

Dans tous les tableaux où figurent les niveaux, nous avons adopté dans la présentation des chiffres la répartition observée à l'extérieur, ce qui les fait lire de bas en haut.

un même biotope entre chaque niveau. Dans une localité donnée, le nombre d'insectes récoltés décroît à mesure que, partant du ras de sol, nous gagnons la partie supérieure du rameau. Les variations observées entre les trois niveaux se révèlent du même ordre dans les deux localités, et ces observations concernent aussi bien l'importance numérique de chacune des espèces (tableau 6), que le nombre total d'individus éclos (fig. 15).

Si des chiffres totaux, nous passons à l'importance relative, exprimée en p. 100, du nombre d'insectes récoltés entre chaque niveau (tableau 7), nous obtenons pour une année donnée dans le biotope I, une différence nette. Dans le deuxième cependant, s'il existe une variation certaine entre le niveau du sol et les deux autres pris séparément, les chiffres caractérisant les deux niveaux supérieurs ne sont pas suffisants pour permettre de les séparer d'une façon valable. Cette particularité observée entre les deux localités intéressées se renouvelle d'une façon identique chaque année.

TABLEAU 7

Importance numérique des parasites récoltés entre les trois niveaux des deux biotopes, au cours des années 1957 *et* 1958, *en p.* 100.

Niveau	1957 (1)		1958	
	B I	B II	B I	B II
3	7,0	15,4	8,4	17,8
2	13,7	23,0	16,6	22,3
1	79,0	61,3	75,0	59,8

(1) Résultats concernant la période s'étendant du 1er Juin au 30 novembre inclus.

Dans la répartition numérique des parasites d'*A. rosae*, il apparaît donc déjà deux facteurs qui peuvent l'influencer : *les conditions microclimatiques locales et le facteur « hauteur » ou niveau sur la branche.* Dans le biotope I, ce dernier gouvernerait à lui seul cette répartition aux dépens de l'influence possible des conditions microclimatiques, tandis que dans le biotope II, ces dernières viendraient modifier, dans le sens d'une atténuation, le rôle cependant manifeste du premier.

Ces mêmes considérations entrent en jeu dans la répartition individuelle de chacune des espèces les plus fréquemment récoltées : *P. dimidiatus, A. aulacaspidis, A. microphagus* et *A. chionaspidis* (tableau 8).

En 1958, par exemple dans le biotope I, s'il apparaît une nette répartition différentielle entre les niveaux 1 et 2 pour ces quatre espèces, elle s'atténue ensuite entre les niveaux 2 et 3, bien qu'elle reste caractéristique cependant pour *P. dimidatus* et *A. chionaspidis* et s'observe à l'état de tendance seulement pour les deux autres Encyrtides.

Dans le biotope II de même, l'importance numérique des deux espèces *P. dimidiatus* et *A. chionaspidis* varie en fonction de la hauteur du prélèvement sur le rameau, mais l'on assiste par contre à une répartition incohérente des deux autres espèces, en particulier d'*A. aulacaspidis*, si *A. microphagus* ne manifeste qu'une tendance peu marquée à suivre le même comportement.

L'étude de la répartition des différentes espèces de la biocénose dans l'espace nous apporte donc des précisions sur les facteurs écologiques susceptibles de la gouverner.

TABLEAU 8

Importance numérique des différentes espèces récoltées suivant le niveau, dans les deux biotopes au cours des années 1957 *et* 1958, *en p.* 100.

		Pteroptrix		*Adelencyrtus*		*Apterencyrtus*		*Arrhenophagus*	
Biotopes		I	II	I	II	I	II	I	II
1957 (1)	3	8,7	15,5	6,0	15,0	2,6	10,0	/	9,0
	2	10,5	25,0	19,0	25,6	20,5	17,0	/	21,0
	1	80,0	59,3	75,0	59,3	76,9	73,0	/	70,0
1958	3	4,6	11,0	13,8	33,4	9,2	16,2	8,6	12,8
	2	12,2	18,1	20,0	25,4	13,4	20,0	21,7	33,4
	1	83,2	70,9	66,2	41,2	77,4	63,8	69,7	53,8

(1) Pour l'année 1957, les résultats concernent la période s'étendant du 1er juin au 30 novembre inclus.

Dans le temps. — De celle menée parallèlement en fonction des saisons, nous attendons des précisions d'un tout autre ordre : elles sont à caractère biologique et concernent tout spécialement le cycle évolutif de chacune des espèces.

Les résultats obtenus sont représentés graphiquement en utilisant les trois dimensions (fig. 16 A, B). A chaque espèce présente, nous affectons un plan vertical

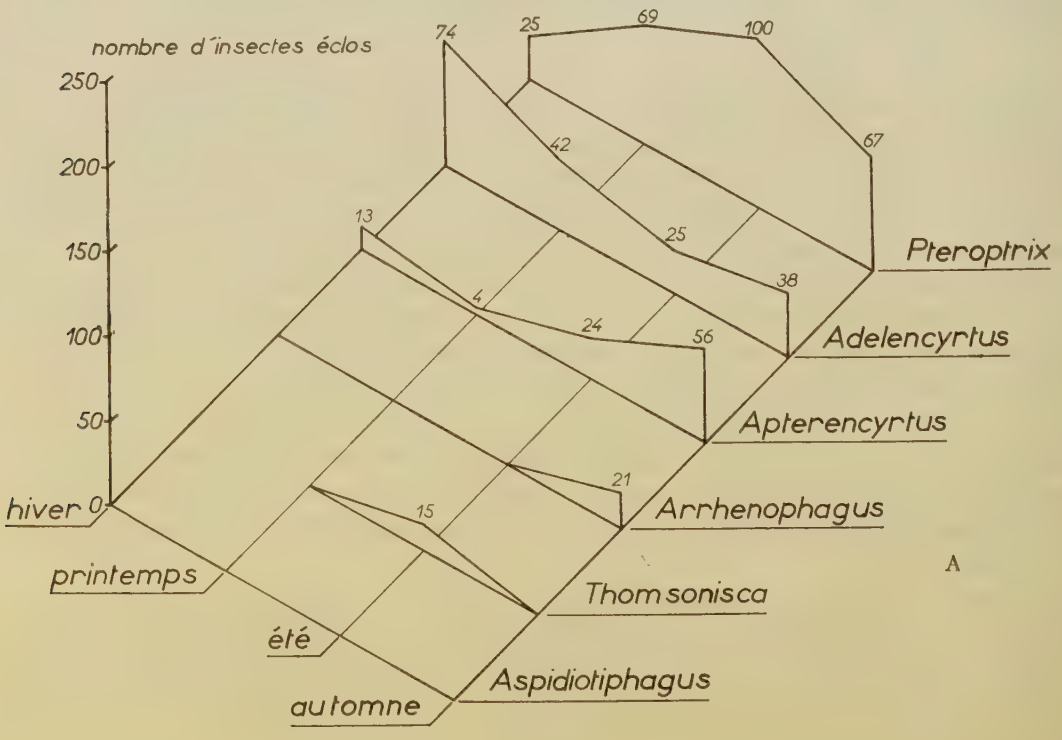

FIG. 16

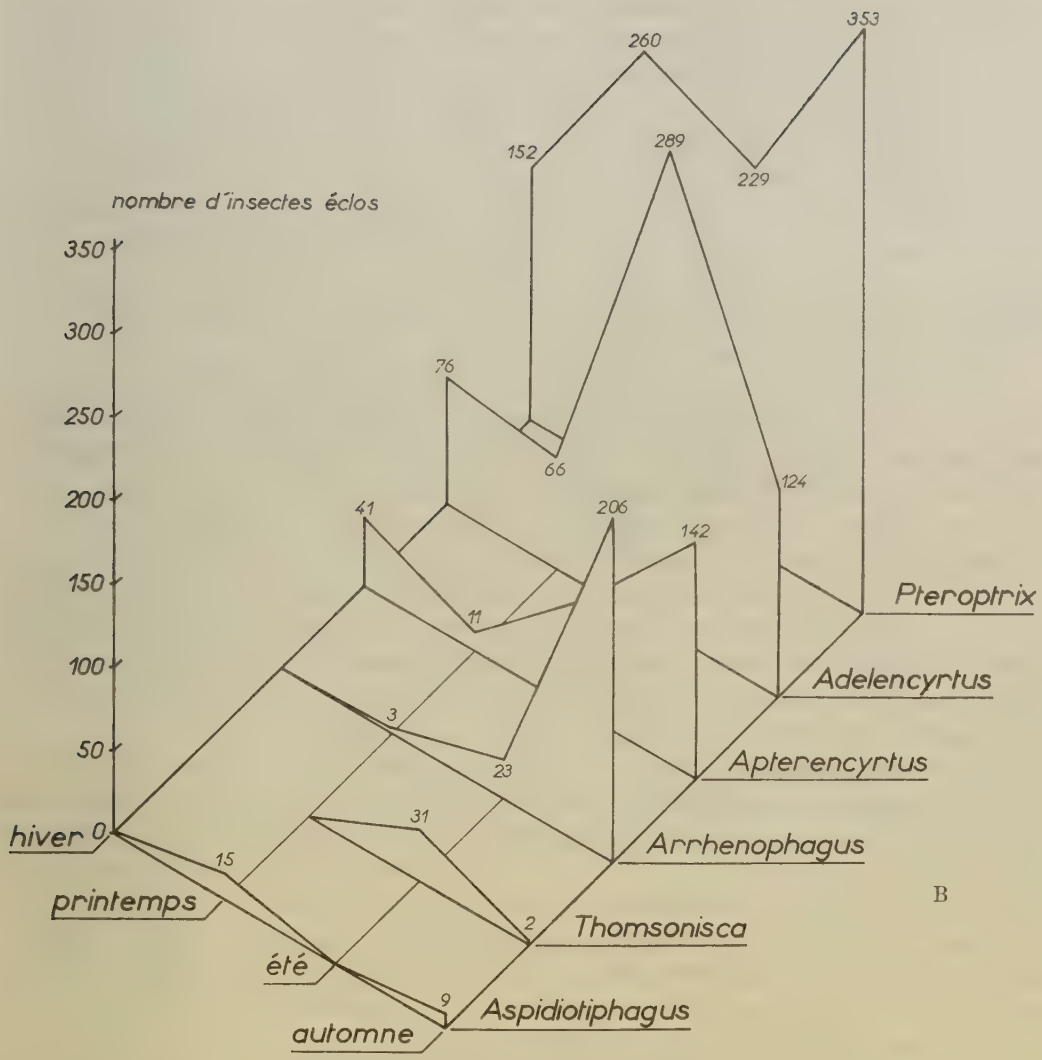

FIG. 16. — *Répartition des ennemis naturels d'*A. rosae, *suivant les saisons.*
Représentation graphique des résultats obtenus en éclosoirs pour l'année 1958. Dans chaque plan vertical il est porté: en abscisses, les saisons; en ordonnées, le nombre d'insectes éclos au cours de chaque trimestre.
A : Biotope I ; B : Biotope II.

équidistant du précédent et sur lequel nous portons le nombre total d'individus éclos pour chacune des espèces au cours des saisons. Chaque année le biotope est ainsi caractérisé par un volume qui lui est propre.

De l'étude comparée des six volumes, résultats de trois années d'observations, il ressort :

— tout au long de l'année, la présence de trois espèces manifestées en quantité importante bien que variable selon les saisons ; ce sont *P. dimidiatus*, *A. aulacaspidis* et *A. microphagus* ;

— durant la même période, l'existence d'*A. chionaspidis*, espèce qui, visible dès le printemps, acquiert toute son importance à l'automne ;

— l'apparition sporadique d'*A. citrinus* dont l'importance numérique, bien que

négligeable par rapport à l'ensemble des parasites éclos, présente en général deux maxima, le premier au printemps et le second à l'automne ;

— la manifestation exclusive de la dernière espèce *Th. typica* durant la seule phase estivale.

Ces différences propres à chacune des espèces nous permettent déjà d'opérer une distinction entre deux groupes, celles qui font partie intégrante de la biocénose et que nous retrouvons chaque fois, ce sont les quatre premières, et celles qui interviennent dans cette biocénose, mais d'une façon extérieure à elle, *A. rosae* ne constituant pour les deux dernières espèces qu'un hôte de passage. Tel serait le cas pour *Th. typica* et, dans une mesure moindre pour *A. citrinus*, qui disperse son action sur toutes les Diaspines voisines rencontrées.

Du point de vue parasitaire possible, cette séparation des deux groupes précédents donne à penser que seules les espèces du premier présenteraient un rôle non négligeable en tant qu'agents limitants, vis-à-vis de l'action secondaire que seraient appelés à jouer seulement les deux autres.

Tout au long de l'année, l'apparition continue des trois premières espèces : *P. dimidiatus*, *A. aulacaspidis* et *A. microphagus* reflète le fait de la présence constante lors de chaque échantillonnage, de larves mûres ou de nymphes de chacune des espèces, ce qui traduit chez celles-ci, l'absence à première vue, d'un cycle évolutif nettement défini et l'existence constante du chevauchement des générations successives. Mais l'étude de la répartition mensuelle des insectes éclos nous apporte de nouvelles précisions.

En effet, si nous nous intéressons à *P. dimidiatus* dans le biotope II, en 1958, l'éclosion hivernale et printanière des individus comporte un premier maximum en février suivi d'un second en avril, séparés en mars par l'apparition d'un nombre d'insectes plus réduit. Le premier maximum correspond normalement aux Chalcidiens qui ont atteint à l'automne le stade larve mûre et qui sous l'effet des conditions des éclosoirs reprennent immédiatement leur évolution ; le second est relatif à l'ensemble des individus qui, à la même période, n'ont pas dépassé le stade jeune larve mûre. Ceci nous donne à penser que la population de *P. dimidiatus* se présente à l'entrée de l'hiver sous une forme hétérogène où dominent les larves de tout âge.

Le nouveau maximum relevé en juin correspond à l'éclosion normale de cette espèce à l'extérieur. Encadré de deux mois, juillet et septembre où les sorties sont négligeables, témoignage de la seule présence dans les échantillons de jeunes stades du parasite, août représente une nouvelle période d'éclosions, plus réduite numériquement que celle de juin. Enfin, à l'automne avec 301 individus éclos, le mois d'octobre constitue la troisième période de sorties et la plus importante de l'année. Cependant, selon les conditions climatiques, il est vraisemblable que seuls les Chalcidiens éclos durant la première période de ce mois représentent d'une façon valable les faits observés à l'extérieur. L'autre partie constituerait au seuil de l'hiver la population hétérogène reconnue antérieurement et dont la mise en éclosoirs échelonnée donnerait les deux maxima observés.

De la simple analyse des éclosions successives de *P. dimidiatus*, il ressort déjà que cette espèce possèderait deux générations annuelles et, vraisemblablement, la possibilité d'une troisième plus ou moins partielle.

Un raisonnement identique conduit de même à l'interprétation du cycle évolutif probable de la deuxième espèce considérée *A. aulacaspidis*. Sa première manifestation,

la plus importante, se produirait donc fin mai, début juin ; elle serait suivie d'une beaucoup plus réduite en août, complétée par une nouvelle au cours des premiers jours d'octobre. Mais les chiffres voisins retrouvés en fin d'automne, au cours des deux premiers mois de l'hiver et durant avril et mai reflètent, plus que dans le cas de *P. dimidiatus*, la grande hétérogénéité des stades composant la population du parasite, lors de chaque prélèvement. Malgré cette grande diversité, cette nouvelle espèce de la biocénose pourrait comporter deux générations avec, à l'automne, l'apparition d'une troisième partielle, résultat de la ponte des adultes les plus précoces de la deuxième génération.

De même chez *A. microphagus*. Le cycle par ses caractéristiques : nombre de générations et chevauchement constant de l'une sur l'autre, apparaît comme identique à celui de l'espèce précédente.

Tel n'est plus le cas pour *A. chionaspidis*, dont l'apparition furtive en mai n'est complétée par une éclosion continue d'adultes qu'à partir d'août. Ceci laisse supposer que durant toutes les autres périodes, si le parasite existe effectivement au contact de son hôte, c'est uniquement à l'état de jeunes larves dans les premiers stades ou les deuxièmes stades larvaires (mâles ou femelles) d'*A. rosae*. Nous verrons ultérieurement, qu'en partie tout au moins, le phénomène de la diapause de l'hôte ne demeure pas étranger à ces faits.

Les éclosions réduites obtenues par cette méthode des éclosoirs, ne permettent pas l'estimation même grossière du cycle évolutif d'*A. citrinus*. Celles caractérisant *Th. typica* par contre, nous révèlent qu'à l'apparition des adultes des deux sexes de cette espèce toutes les années fin mai début juin, succèdent une deuxième éclosion au cours du mois d'août, ce qui donne à cet Encyrtide, quand il évolue comme parasite d'*A. rosae*, la possibilité d'effectuer successivement deux générations distinctes durant l'été.

L'étude de la biocénose d'*A. rosae*, par l'emploi systématique d'un échantillonnage périodique réparti tout au long de l'année, *nous livre déjà un certain nombre de ses caractéristiques touchant l'importance numérique des divers parasites existants, comme leur répartition dans l'espace et dans le temps*. Elle permet aussi, pour la majorité des espèces gravitant autour de cette Cochenille, *d'entrevoir leur cycle évolutif et d'en ébaucher la physionomie propre à chacune d'entre elles*. De là se dégage un premier classement entre les espèces appartenant intégralement au complexe et celles, en quelque sorte, extérieures à lui.

Du point de vue de l'efficacité parasitaire, c'est par une étude approfondie de chacune des espèces des deux appartenances que nous sera révélé le sens exact de leur intérêt. C'est le but que nous nous sommes fixé maintenant.

B. — Évolution comparée de ce complexe biologique dans les deux biotopes considérés.

L'étude générale de l'évolution de cette biocénose dans les deux biotopes intéressés revêt deux caractères.

Le premier est d'ordre quantitatif. Il fait appel aux variations manifestées dans l'importance numérique des populations étagées à chaque niveau et que nous étudierons en introduisant la notion de densité de population définie, comme il va être précisé, par le nombre d'individus dénombrés au cm^2.

Le second, d'ordre avant tout qualitatif, envisage plus particulièrement l'action sur l'hôte-cochenille de la mortalité naturelle et du parasitisme. Son étude repose sur l'emploi de la méthode de comptages déjà utilisée pour l'hôte, mais qui nécessite au préalable diverses précisions morphologiques avant d'être étendue à l'ensemble des parasites.

a) Méthodes d'étude employées :

1° *Estimation de la densité de population par le nombre de cochenilles au cm².*

Sur chaque fragment de rameau de 10 cm de hauteur, nous avons prélevé à la partie médiane un nouveau fragment de 10 à 15 mm de long environ, sur lequel nous dénombrons l'ensemble des cochenilles fixées. Comme après mensurations faites, sur de si faibles dimensions la portion de rameau isolée est assimilable à un cylindre, nous obtenons rapidement la densité de cochenilles au cm² pour le fragment de framboisier considéré. Opérant de la même façon sur les cinq autres morceaux, constituant normalement l'échantillon en plus du premier, nous comptons cinq nouvelles populations réparties sur cinq surfaces distinctes. Des chiffres obtenus, nous calculons une population totale pour une surface totale, d'où nous déduisons la densité moyenne représentative du niveau, dont les variations en cours d'année traduisent les fluctuations affectant la biocénose.

2° *Etudes morphologiques préalables.*

Afin d'obtenir une estimation exacte des populations de parasites visibles à tout moment en cours d'année, nous avons été amené à rechercher pour chacune des espèces présentes, ses caractères distinctifs, depuis l'œuf jusqu'à la nymphe.

Mais ce sont tous des parasites endophages et la morphologie de l'hôte qui les héberge se modifie parallèlement à l'évolution du Chalcidien. Les téguments se distendent, s'épaississent, deviennent durs et cassants, pendant que la pigmentation s'assombrit progressivement.

D'une façon générale, cette manifestation visible de la présence d'un endophage chez l'hôte commence à s'observer quand le parasite atteint le stade de larve à mi-évolution. L'hôte prend alors l'aspect typiquement parasité, qui s'affirme avec le temps. Dans la plupart des cas, cet aspect est spécifique du parasite présent.

Ces considérations nous ont donc permis de limiter pour chaque espèce notre étude morphologique à celle des premiers stades d'évolution (œufs, jeunes larves), retrouvés à la dissection, et à celle de l'hôte attaqué, où il est possible par transparence de reconnaître la présence des autres stades de développement du parasite.

Etude morphologique des jeunes stades post-embryonnaires des différents parasites.

Cette étude revêt le caractère particulier d'une mise au point schématique permettant, lors de chaque dissection, de rapporter l'œuf ou la jeune larve observée à son espèce exacte.

Dans chaque cas, nous avons essayé de retenir les seuls points précis capables de différencier aisément chacune des espèces comme, après la localisation ou la forme

des œufs, celle des larves, par exemple. Mais les trois espèces d'Encyrtides possédant morphologiquement des types larvaires identiques, leur séparation nous conduirait à nous intéresser aux seules pièces visibles sans coloration à fort grossissement, les mandibules, du fait de leur chitinisation.

Partant de l'évolution classique notée par les précédents auteurs, tels que CLAUSEN (1940), pour les représentants des deux familles étudiées *Aphelinidae* et *Encyrtidae*, nous nous sommes attaché pour chacune des six espèces à mettre en évidence les points particuliers qui les caractérisent.

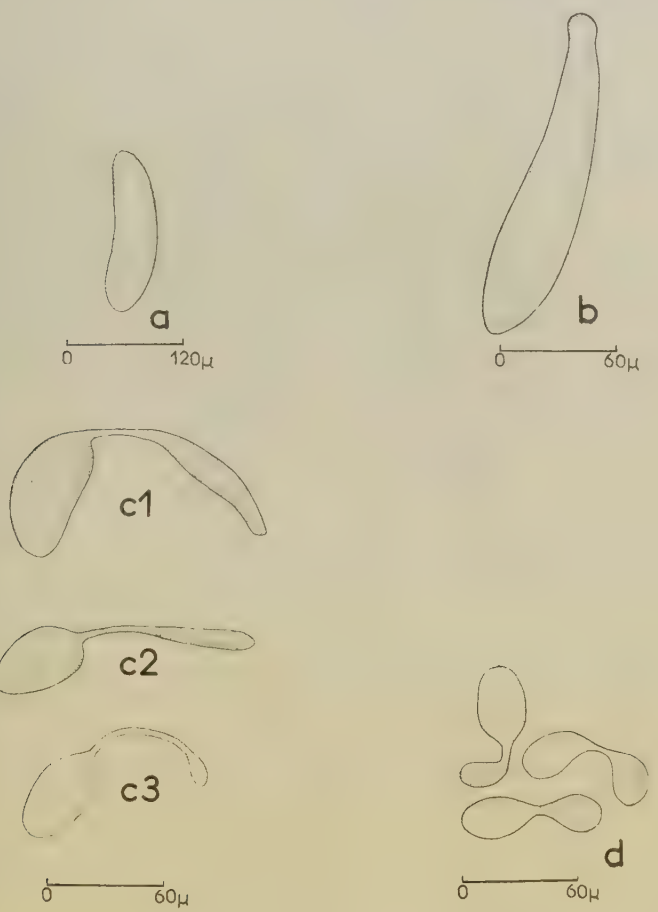

FIG. 17. — Œufs ovariens

a) *Pteroptrix dimidiatus* WESTW.
b) *Aspidiotipagus citrinus* CRAW.
c) Encyrtides : c_1 : *Apterencyrtus microphagus* MAYR.
c_2 : *Thomsonisca typica* MERCET.
c_3 : *Adelencyrtus aulacaspidis* BRÈTHES.
d) *Arrhenophagus chionaspidis* AUR.

L'œuf. — Le premier représentant de la famille des Aphélinides, *P. dimidiatus*, possède des œufs ovariens de forme simple. Allongé, faiblement comprimé sur l'une des faces, l'autre restant légèrement concave, cet œuf mesure de 100 à 120 µ de long, pour une largeur moyenne de 30 à 40 µ (fig. 17*a*). Déposé dans le corps de son hôte

tout en gardant les mêmes proportions, il augmente de taille et acquiert la forme régulière d'un fuseau, où la masse cytoplasmique est répartie uniformément.

L'œuf ovarien de l'espèce *A. citrinus*, dont le genre serait caractérisé par l'existence d'œufs à deux corps (CLAUSEN) possède une forme légèrement arquée (fig. 17*b*). S'élargissant progressivement depuis la partie postérieure, où la légère constriction qui interrompt la régularité de la forme peut justifier l'opinion de l'auteur américain en séparant la partie antérieure plus importante de la partie postérieure, l'œuf mesure 100 μ environ pour une largeur qui n'excède pas 20 μ dans la partie antérieure. Lors de la ponte, comme chez l'espèce précédente, il augmente de taille et le rapport de sa longueur à sa largeur n'est plus que de 4 à 1. Sa forme se modifie pour tendre vers celle d'un fuseau à peine comprimé dans sa partie centrale. Généralement le gonflement de l'œuf entraîne le détachement de la masse cytoplasmique des deux extrémités et sa concentration dans la partie centrale.

Les autres espèces suivantes appartenant à la famille des Encyrtides possèdent des œufs ovariens du même type, dit « encyrtiforme » (fig. 17*c*). Ils se caractérisent par l'existence de deux masses d'inégale importance reliées entre elles par une partie plus étroite. Celle-ci lors de la ponte joue généralement le rôle de pédoncule de fixation de l'œuf, tandis que la masse cytoplasmique située à la partie antérieure est expulsée vers celle de la partie postérieure. L'extrémité antérieure du chorion apparaît dans ces conditions, dès la ponte, comme flasque et recroquevillée. Tel est le cas dans les trois espèces : *A. aulacaspidis*, *A. microphagus* et *Th. typica*.

Mais *A. chionaspidis* diffère des trois précédentes. D'un œuf ovarien à deux corps (fig. 17*d*), où la coloration de masse au carmin-acétique permet une distinction nette entre un pôle végétatif non colorable et un pôle animal contenant deux plages de granulations denses fixant intensément le colorant, le plasma polaire, nous observons une modification de forme. Dès son dépôt dans la cavité générale de l'hôte, l'œuf se gonfle, se distend et acquiert la forme d'un tonnelet environ deux fois plus haut que large. Si *A. chionaspidis* est typiquement « Encyrtide » par la forme de l'œuf, il se rattacherait aux Aphelinides par cette distension observée lors de la ponte. Ce gonflement est vraisemblablement dû à la perméabilité du chorion aux liquides extérieurs. Elle expliquerait également la pénétration du carmin, alors que les œufs des trois autres espèces de la même famille, placés dans des conditions identiques ne « prennent » pas le colorant, sauf si l'on a soin au préalable de déchirer superficiellement la membrane.

Pour la détermination aisée de chacune des espèces en présence, nous avons résumé les différentes particularités propres aux œufs une fois pondus, sous la forme suivante :

— œufs non pédonculés, libres dans la cavité générale

. œufs en forme de fuseau

+ fuseau régulier — masse cytoplasmique répartie d'une façon régulière — environ trois fois plus long que large. *P. dimidiatus*. (fig. 18*a*).

+ fuseau comprimé dans la partie centrale — masse cytoplasmique se détachant nettement du chorion aux deux extrémités — environ 4 fois plus long que large ..... *A. citrinus*. (fig. 18*b*).

. œufs en forme de tonnelet — masse cytoplasmique répartie au centre d'une façon régulière — environ deux fois plus long que large. *A. chionaspidis*. (fig. 18*c*).

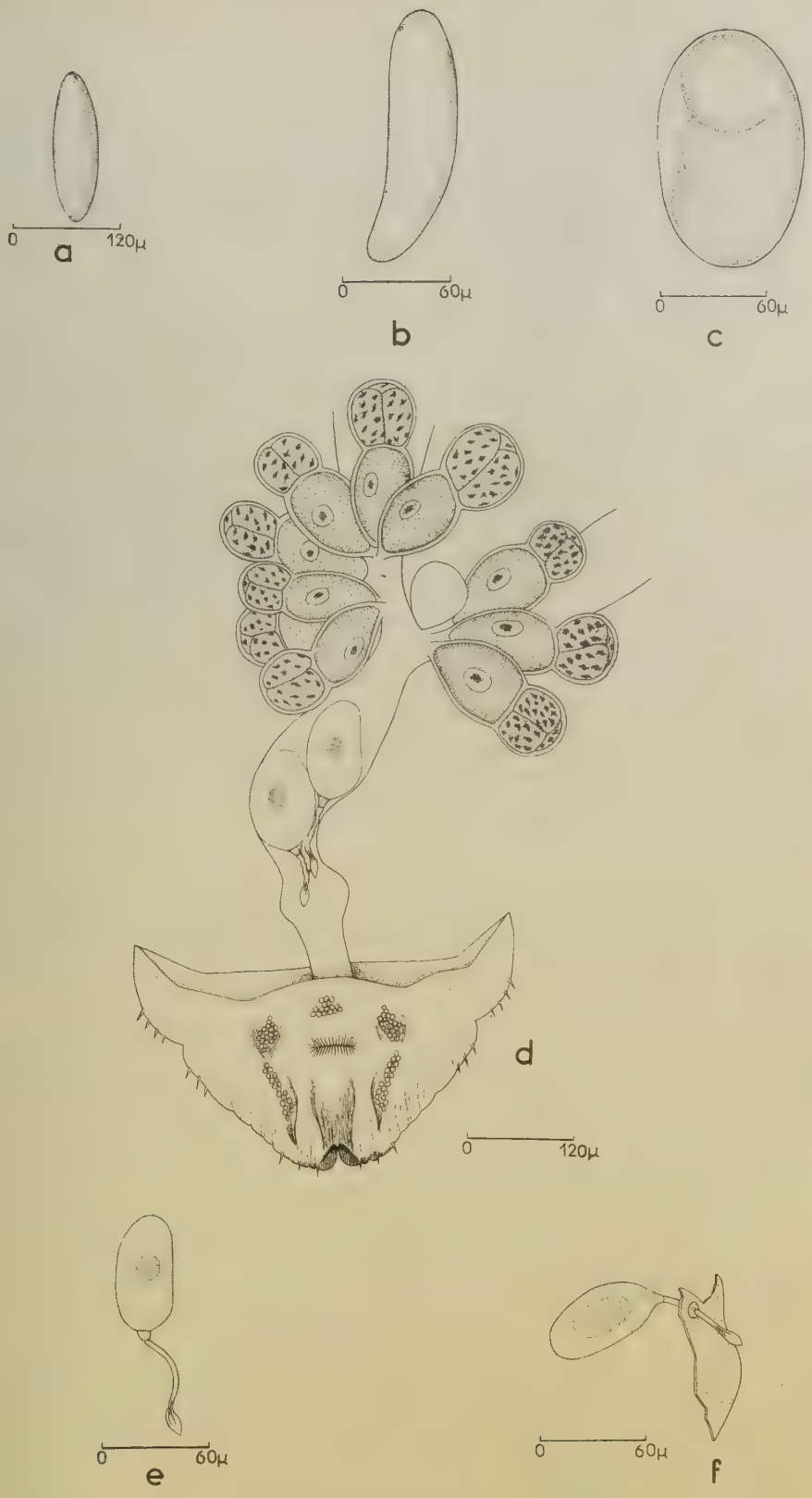

FIG. 18. — *Œufs des divers parasites.*

a) *P. dimidiatus.*
b) *A. citrinus.*
c) *A. chionaspidis.*
d) *T. typica* en place dans son hôte.
e) *A. aulacaspidis.*
f) *A. microphagus.*

— œufs pédonculés

. œufs libres ou fixés par le pédoncule dans la tunique musculaire à l'intérieur du vagin de la femelle hôte.....*Th. typica* (fig. 18*d*).

. œufs libres dans la cavité générale de l'hôte ou fixés par le pédoncule dans les téguments.

+ œufs régulièrement elliptiques, transparents. *A. aulacaspidis* .....(fig. 18*e*).

+ œufs légèrement comprimés dans la partie centrale, opalescents .....*A. microphagus.* (fig. 18*f*).

Les jeunes larves. — La séparation effectuée entre les espèces par l'observation des œufs, demeure valable sur les jeunes larves. Celles des Encyrtides sont pédonculées (fig. 19*a*), les autres non.

Dans le premier cas, les parasites possèdent cinq stades de développement aisément contrôlables du fait de la persistance, observée à la partie postérieure du corps vers le pédoncule, des exuvies larvaires qui s'emboîtent successivement les unes dans les autres. Le nombre de paires de mandibules notées sur chaque individu fournit l'âge du parasite par l'appréciation exacte de son stade de développement,

De la même manière, nous observons jusqu'à trois stades larvaires successifs chez *A. chionaspidis*. Par contre, les deux autres espèces : *A. citrinus* et *P. dimidiatus*. n'offrent pas cette possibilité de persistance des pièces buccales ; seules les variations de taille en cours d'évolution permettent une estimation satisfaisante du nombre des stades. Il serait de trois également. Cette uniformité ne se limite pourtant qu'au seul développement, car une grande diversité se manifeste entre la forme de chacune des espèces.

La jeune larve d'*A. chionaspidis* présente une tête suivie de onze segments distincts. A la partie postérieure persiste le chorion qui renferme d'une façon constante trois grosses cellules arrondies dotées d'un noyau fortement colorable, assimilables au reste du *trophamnios*, membrane qui joue un rôle important dans la nutrition de l'embryon (Imms, 1957).

En effet, apparaissant dès le début de l'évolution embryonnaire au contact de la jeune larve en cours d'organisation, ces trois cellules forment à elles seules une membrane continue entourant l'embryon. Elle augmente de taille parallèlement à lui jusqu'au moment de l'éclosion où, se rompant, elle libère la jeune larve décrite.

Ultérieurement les trois cellules arrondies se résorbent progressivement durant le développement, tandis que le chorion est éliminé avec la première exuvie larvaire L'aspect général de la larve jeune est celui d'un fuseau renflé en son centre et arrondi à ses deux extrémités (fig. 19 *b*). Sur les stades suivants jusqu'au seuil de la nymphose, on doit remarquer l'existence très nette d'une ampoule rectale (fig. 20).

Redécrite par Parker (1924) à la suite de Quayle, la larve d'*A. citrinus* est constituée d'une tête, en forme de dé à coudre, un peu bombée dorsalement et de 13 segments dont le dernier forme une queue allongée ornementée de la présence d'épines ou d'écailles légèrement chitinisées (fig. 19*c*). La larve faiblement élargie à la partie antérieure, s'effile progressivement vers l'autre extrémité.

C'est une larve de forme cylindrique (fig. 19 *d*) qui éclôt de l'œuf de *P. dimidiatus*, conservant dans les premiers temps de son développement à sa partie postérieure les restes du chorion. La segmentation peu visible permet cependant d'y distinguer successivement une partie céphalique, puis treize segments.

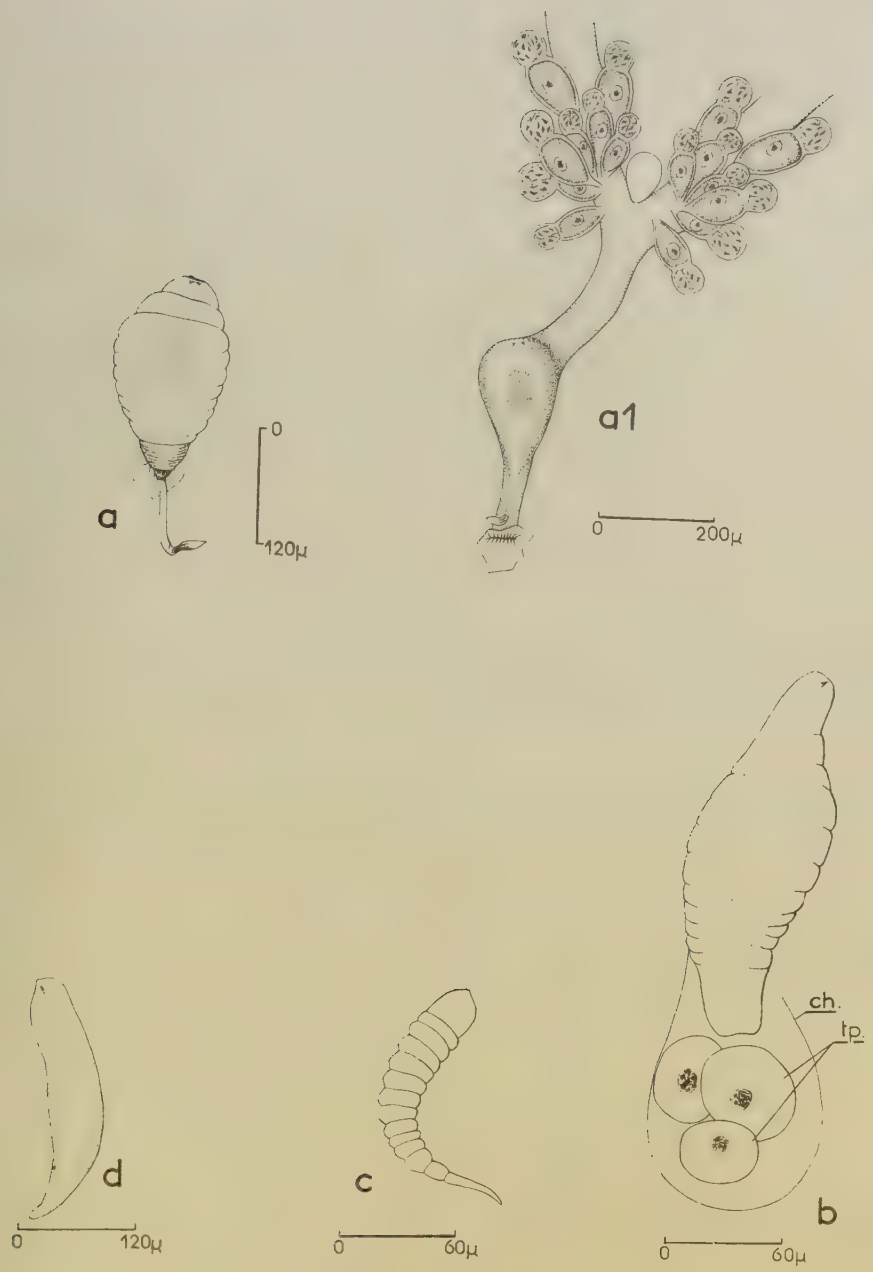

FIG. 19. — *Aspect schématique des jeunes larves.*

a) Encyrtides ; a1 cas de *T. typica.* b) *A. chionaspidis* (ch. : chorion ; tp : trophamnios). c) *A. citrinus* d) *P. dimidiatus.*

Au cours de l'étude précédente nous n'avons pas poussé plus loin la distinction entre les espèces car chez les Aphélinides dès la manifestation du deuxième stade

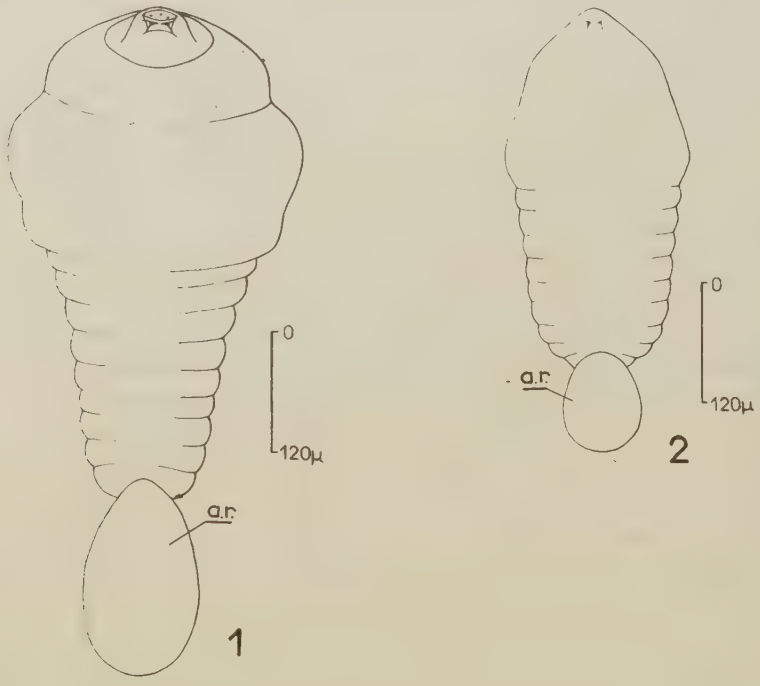

FIG. 20. — *Aspect schématique des larves d'*A. chionaspidis *en fin d'évolution.*
1 : larve mûre ; 2 : prénymphe. (a. r. : ampoule rectale)

larvaire ou celle du troisième chez les Encyrtides, la cochenille acquiert son aspect typique d'hôte-parasité, dont nous rapporterons les caractéristiques maintenant.

Etude morphologique de l'hôte parasité.

Celle-ci, comme dans le cas précédent ne constitue pas un travail approfondi des nombreuses différences apparaissant chez un même hôte cochenille lorsqu'il héberge

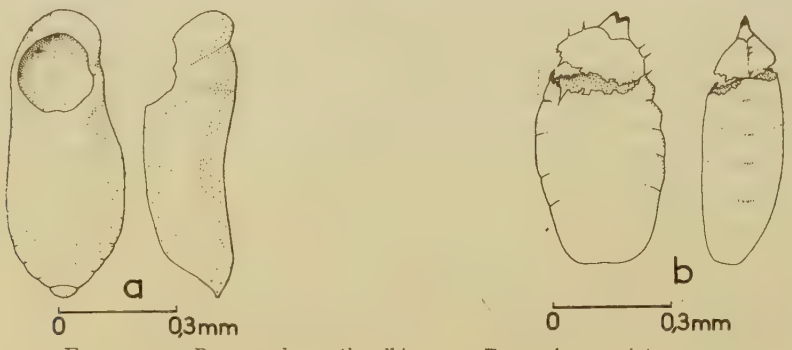

FIG. 21. — *Pronymphes mâles d'*A. rosae BOUCHÉ *parasitées par :*
a) *Aspidiotiphagus citrinus* CRAW.
b) *Arrhenophagus chionaspidis* AUR.

tel ou tel parasite, mais essaye de distinguer les traits particuliers les plus visibles, susceptibles de conduire à une clef concrète et pratique de détermination.

Pour les trois stades hôtes d'où éclosent normalement des parasites (deuxièmes stades ♂ et ♀, femelles), nous avons retenu entre autres comme caractéristiques morphologiques intéressantes : l'adhérence ou non du bouclier au tégument de l'hôte, l'aspect général de celui-ci (distension ou non, segmentation marquée ou peu visible), la couleur, la consistance et l'épaisseur du tégument, comme la forme plus ou moins géométrique et régulière du « trou de sortie ». Dans la clef ainsi réalisée, nous n'avons pas non plus cherché à séparer l'aspect de la femelle attaquée par *A. aulacaspidis* de celui assez voisin du même hôte parasité par *A. microphagus*. Nous les avons groupés sous la même désignation « d'Encyrtides », leur biologie comme leur modalité parasitaire étant identiques (cf. clef de détermination).

Caractéristiques morphologiques de l'hôte parasité

Stade hôte	Caractéristiques morphologiques	Parasite
Pronymphe ♂ ou Deuxième stade larvaire	Bouclier restant adhérent aux téguments de l'hôte. + Aspect général de l'hôte en « tonnelet ». Trou de sortie du type opercule de Diptère, constitué par la partie postérieure de l'hôte. Segmentation visible sur tout le corps. Tégument fin et transparent. Longueur 0,6-0,7 mm ; largeur 0,2-0,3 mm.	*Arrhenophagus chionaspidis* Aur. (fig. 21*b*)
	+ Aspect général de l'hôte distendu, trou de sortie arrondi. Segmentation visible à la partie postérieure du corps par suite de l'allongement particulier du mésothorax. Tégument épais, brun, brillant. Longueur 0,7-0,8 mm ; largeur 0,2-0,3 mm.	*Aspidiotiphagus citrinus* Craw. (fig. 21*a*)
Femelles	Bouclier restant adhérent aux téguments de l'hôte. Aspect général de l'hôte distendu. Trou de sortie régulièrement arrondi. Segmentation seule visible sur les côtés du corps. Tégument épais, dur, cassant, brillant, brun foncé tendant vers le noir au centre du corps. Longueur 1,0-1,2 mm ; largeur 0,4-0,5 mm.	*Pteroptrix dimidiatus* Westw. (fig. 22*b*)
	Bouclier non adhérent aux téguments de l'hôte. Aspect général de l'hôte distendu : + Trou de sortie à contour régulièrement déchiqueté. Segmentation peu visible à la fois sur la partie dorsale et sur les côtés. Tégument mince, tranparent, mat, brun. Longueur 1,2-1,5 mm ; largeur 0,6-0,8 mm.	*Thomsoniscu typica* Mercet (fig. 23*a*)
	+ Trou de sortie irrégulièrement déchiqueté. Segmentation visible et très marquée sur l'ensemble du corps. Tégument très mince, transparent : — hôte boursouflé, à section transversale grossièrement circulaire. Longueur 1,2-1,5 mm ; largeur 0,6-0,8 mm.	« Encyrtides » (fig. 23*b*)
	— hôte non boursouflé à section transversale grossièrement aplatie. Longueur 0,9-1,0 mm ; largeur 0,5-0,6 mm.	*Aspidiotiphagus citrinus* Craw. (fig. 22*a*)

3° *Dénombrements réguliers.*

Complétant celle utilisée déjà tout au long de l'année pour l'hôte, la méthode des comptages repose sur l'observation périodique de mille cochenilles pour chacun des trois niveaux et ceci dans les deux biotopes chaque fois.

L'ensemble des individus ainsi dénombrés est réparti en quatre classes : coche-

nilles vivantes, cochenilles mortes (mortalité physiologique ou climatique), cochenilles mortes parasitées, cochenilles vivantes parasitées. Les résultats relatifs à cette quatrième classe sont obtenus le comptage une fois terminé, d'après les dissections et représentent un pourcentage (en général 10 p. 100 de chacun des stades) des cochenilles données au préalable comme vivantes à l'observation directe.

Comme il a été noté antérieurement (cf. chapitre I), dans chacune de ces classes

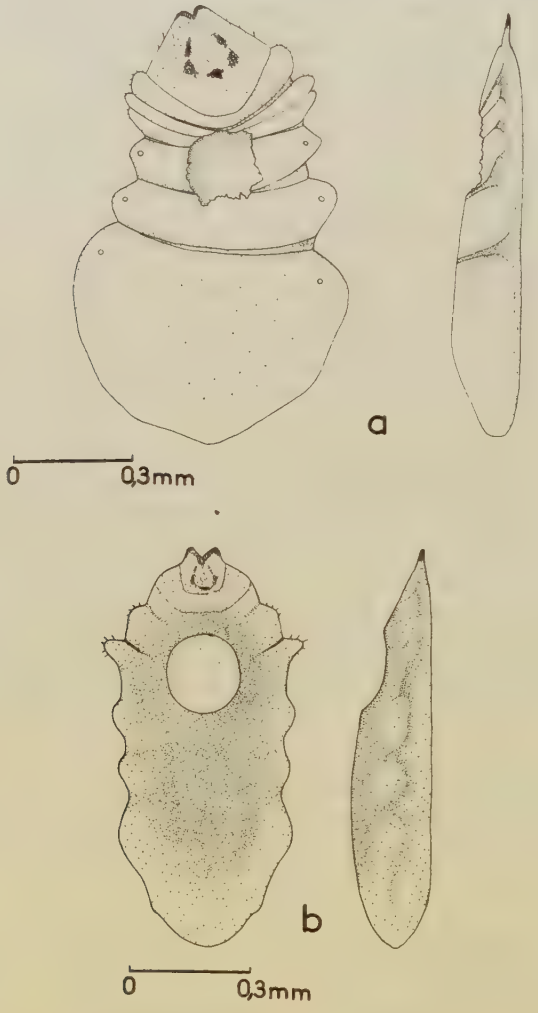

FIG. 22. — *Jeunes femelles d'*A. rosae BOUCHÉ *parasitées par:*
a) *Aspidiotiphagus citrinus* CRAW.
b) *Pterotrix dimidiatus* WESTW.

nous considérons comme stades successifs dans l'évolution de l'hôte-cochenille : les larves mobiles, les premiers stades larvaires, les deuxièmes stades ♀, les deuxièmes ♂ ou pronymphes, les nymphes et, chez les ♀, les jeunes femelles et les femelles pondeuses. Pour chaque espèce de parasite figurant dans la classe « cochenilles mortes parasitées », nous considérons dans chacun des stades hôtes définis au-dessus, l'existence possible de ceux du parasite : jeune larve, vieille larve, nymphe, parasite mort, trou de sortie. Ce trou de sortie, témoin de l'action antérieure du parasite ectophage ou endophage, entre uniquement dans l'estimation de l'importance du parasitisme. Nous

ne pouvons l'utiliser comme preuve certaine de l'éclosion d'un parasite à un moment donné, car la persistance sur le végétal de la dépouille de l'hôte et de son bouclier soumis aux conditions extérieures, s'avère essentiellement variable. Quant à la section « parasites morts », elle doit nous renseigner sur l'action comparée des mêmes conditions climatiques à la fois sur l'hôte et sur ses divers parasites.

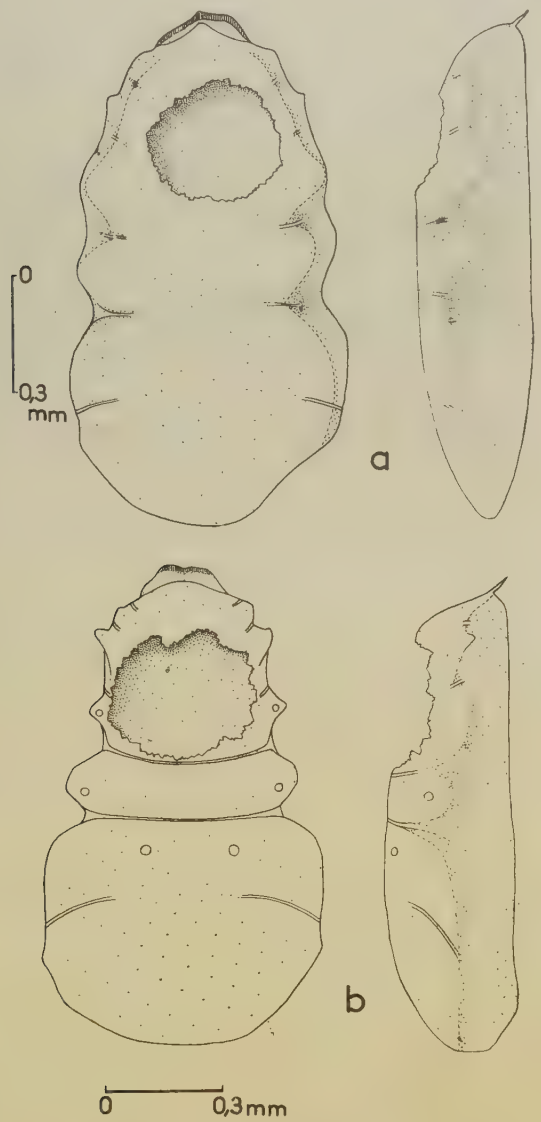

FIG. 23. — *Femelles adultes d'*A. rosae BOUCHÉ *parasitée par:*
a) *Thomsonisca typica* MERCET
b) *Adelencyrtus aulacaspidis* BRÈTHES ou *Apterencyrtus microphagus* MAYR.

Lors de chaque observation nous déduisons des éléments statistiques nombreux ainsi obtenus, tout d'abord par rapport à l'ensemble de la population, puis vis-à-vis de chacun des divers stades d'évolution de l'hôte-cochenille la constituant : l'importance de la mortalité naturelle, du parasitisme et des individus vivants non parasités.

Ces précisions à caractère quantitatif voisinent avec celles d'ordre qualitatif

obtenues par la même voie et relatives d'abord au cycle évolutif de l'hôte, nous l'avons vu, puis à celui de ses divers parasites.

b) Variations de la densité de population en cours de saison.

Les résultats observés dans les fluctuations de la densité des populations d'*A. rosae* fixées dans les deux biotopes ont été représentés graphiquement aux figures 24 (B I) et 25 (B II), pour une durée d'un an, s'étendant du mois de juillet 1957 à la fin du même mois de l'année suivante, période où la densité des cochenilles présentes se révèle la plus faible.

De ce minimum noté fin juillet dans les deux biotopes considérés, la densité de la population croît progressivement au cours des six derniers mois de l'année ; elle atteint son maximum au début de décembre. A cette première phase de *progression* succède pendant les six premiers mois de l'année suivante celle de *régression*, à la fois lente et continue jusqu'à son stade de juillet, dans le biotope I. Dans la localité fraîche et humide par contre, la régression amorcée en décembre de l'importance numérique de la population revêt un caractère différent. Elle n'est plus uniforme et se produit d'une façon désordonnée pour revenir au minimum de juillet.

Chaque type de variation caractérise le biotope étudié. Les facteurs qui gouvernent la progression de chaque population agiraient d'une façon identique dans les deux points d'observations. Mais ceux amenant la régression de l'importance numérique de ces mêmes populations, différents des premiers, procèderaient d'une manière particulière propre au biotope envisagé pour entraîner les faits précédemment notés.

Ces variations enregistrées en cours d'année se répercutent d'une façon identique à chacun des niveaux du rameau considéré. Ceci permet de conclure que pour une localité donnée, *la densité de contamination la plus forte s'établit au niveau du sol et décroît progressivement à mesure que l'on atteint le sommet du rameau.* Ce fait est nettement visible dans le biotope I et, pour la seule phase de progression dans le biotope II, localité qui reflète par la suite les variations plus ou moins incoordonnées déjà notées.

Entre les deux points d'observations cependant, la population la plus dense se retrouve localisée au ras du sol dans celui où les conditions microclimatiques sont caractérisées par la plus forte hygrométrie.

Cette tendance des cochenilles à se répartir en fonction directe de l'humidité relative régnant au niveau du rameau expliquerait non seulement les différences observées entre les deux biotopes dans l'importance totale des populations (la plus faible figurant dans la localité sèche), mais fournirait également une interprétation satisfaisante à la décroissance nette observée dans le biotope I en fonction de la hauteur sur le rameau. Du fait de l'irrigation, l'humidité la plus forte se localise aux pieds des framboisiers.

Dans la localité sèche, cette présence périodique d'eau circulant au ras du sol amènerait un gradient d'humidité en fonction de la hauteur par suite de celui visible déjà pour la température. Ce même phénomène existerait sans doute dans la localité humide, mais assez modifié par les conditions ambiantes pour qu'il n'ait pas, sauf au ras du sol (0-10 cm de hauteur), l'influence que nous lui avons attribuée dans le cas de la première localité.

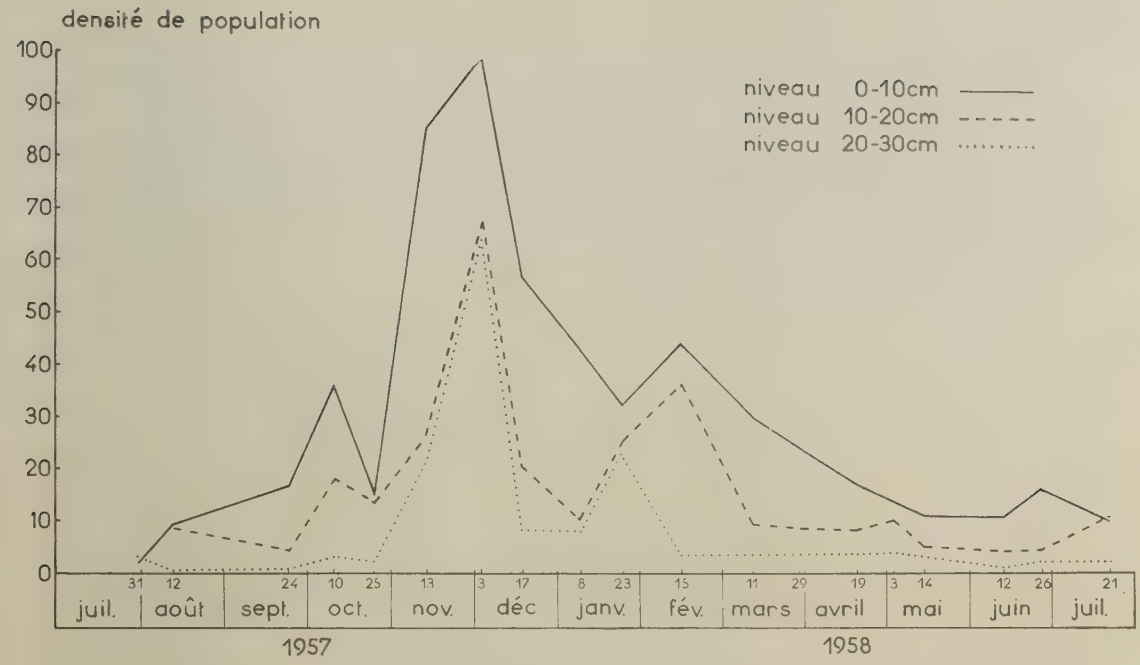

FIG. 24. — *Variations, selon le niveau considéré, de la densité de la population d'*A. rosae *fixée dans le biotope I, pour une période d'une année (juillet 1957-juillet 1958).*

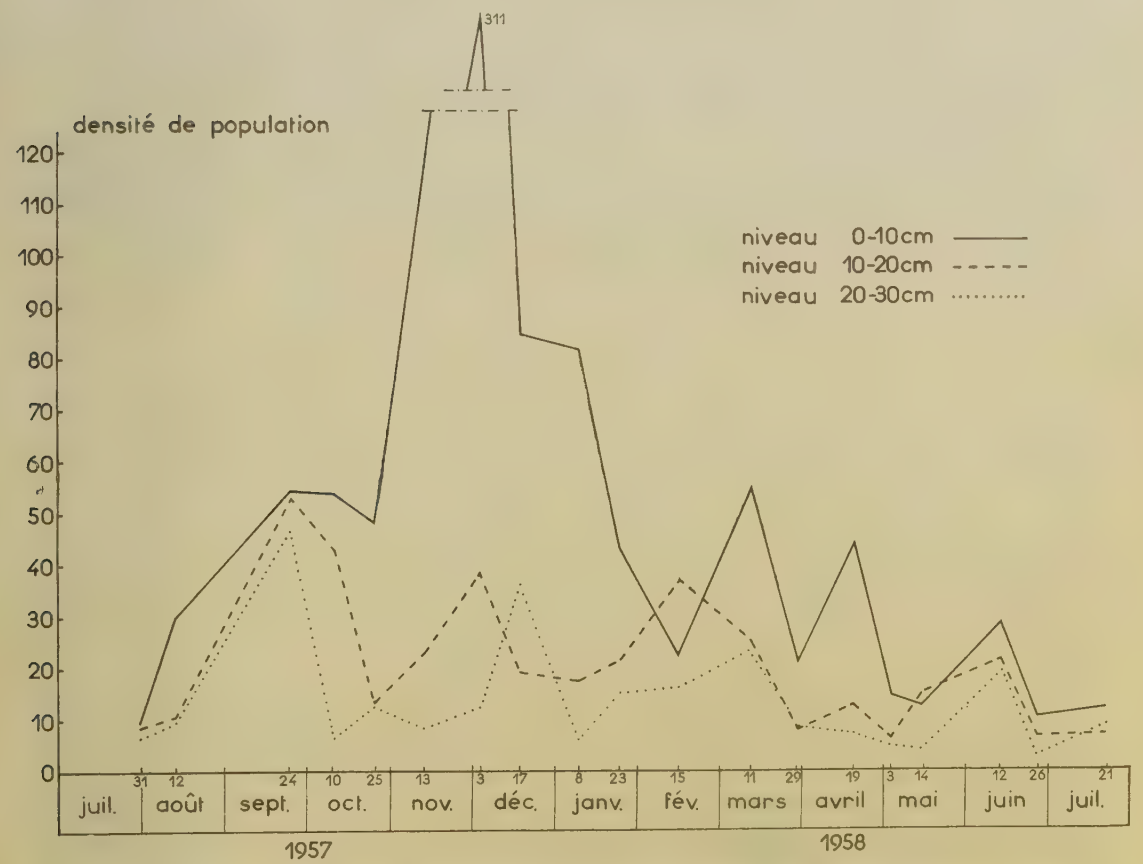

FIG. 25. — *Variations, selon le niveau considéré, de la densité de la population d'*A. rosae *fixée dans le biotope II, pour une période d'une année (juillet 1957-juillet 1958).*

Mais la densité de population est calculée sur le nombre total d'individus, et non pas uniquement sur les seuls vivants dénombrés sur une surface donnée. La diminution de la densité en fonction de la hauteur ne peut donc pas à priori être attribuée exclusivement, soit à une mortalité naturelle différentielle dictée par les conditions écologiques (baisse de l'humidité) la conduisant à être plus forte au sommet qu'à la base du rameau, soit à une action dans le même sens des parasites ou des prédateurs.

Il faut donc en conclure en première analyse, que *cette répartition de la population en fonction du niveau est celle des jeunes larves néonates lors de leur fixation*, soit que l'hygrométrie règle étroitement leur comportement, soit que ces mêmes conditions extérieures frappent de dessèchement ces néonates, qui non encore fixées, ne resteraient pas sur la plante-hôte et du même coup n'apparaîtraient pas lors des comptages. Nous retrouvons là l'importance primordiale des conditions microclimatiques locales, qui, par leur action sur la dispersion et la fixation des Diaspines (cf. chapitre I), modèlent l'aspect des populations tout le long des rameaux.

Pour une population fixée à un même niveau, les variations de densité observées durant toute une année, appellent cependant une étude particulière. Elle est axée sur l'action comparée en tant qu'agents limitant l'extension des populations, de deux groupes de facteurs : le climat et les ennemis naturels. Il est à remarquer que le premier peut agir directement ou indirectement par l'intermédiaire du végétal dont il entraîne, nous le verrons, le dessèchement.

c) Interaction de la plante-hôte et des ennemis naturels sur l'importance numérique de la Cochenille, sous l'action du climat.

Dans cette étude nous n'avons considéré comme ennemis naturels que les hyménoptères parasites du fait de leur présence constante lors de chaque échantillonnage. L'action des prédateurs, visible sporadiquement à certaines périodes de l'année, n'a pas fait l'objet d'une étude spéciale.

1° *Principe et méthode de représentation graphique.*

Nous avons considéré, lors de chaque prélèvement sur tous les stades-hôtes présents dans la population dénombrée, l'action à la fois de la mortalité naturelle et du parasitisme total sans y distinguer pour l'instant la part prise par chaque Chalcidien. Un premier aperçu du résultat de la répercussion des facteurs invoqués sur l'importance numérique d'*A. rosae* nous sera donné, si nous comparons l'état des populations hôte-parasites en fin d'hiver avec celui de cette même association à l'automne. Dans l'un et l'autre cas, en effet, la population dénombrée est comparable au point de vue évolution ; les jeunes stades (1er stade, 2^{e} stade ♂ et ♀), représentent 70 à 90 p. 100 de l'ensemble des individus comptés.

En fin d'hiver cependant, cette population constitue le stock d'individus qui, ayant résisté aux conditions hivernales, sont capables de reprendre leur activité et de s'assurer une descendance. A l'automne, la population inventoriée par contre, est le résultat de l'interférence durant toute la saison des développements de l'hôte et de ses parasites sous l'action du climat. Sur ce dernier aspect des populations d'*A. rosae*, nous pouvons donc juger de l'efficacité possible des divers parasites.

La comparaison établie maintenant entre le début et la fin de l'hiver mettra

en évidence sur cette même association hôte-parasites à croissance arrêtée, la répercussion des seules conditions climatiques.

La représentation graphique adoptée pour l'illustration du texte repose sur les données suivantes. Les populations de chaque niveau sont représentées par un rectangle de dimensions constantes. Y figurent en abscisses, l'importance relative (exprimée en p. 100) des différents stades constituant la population au moment

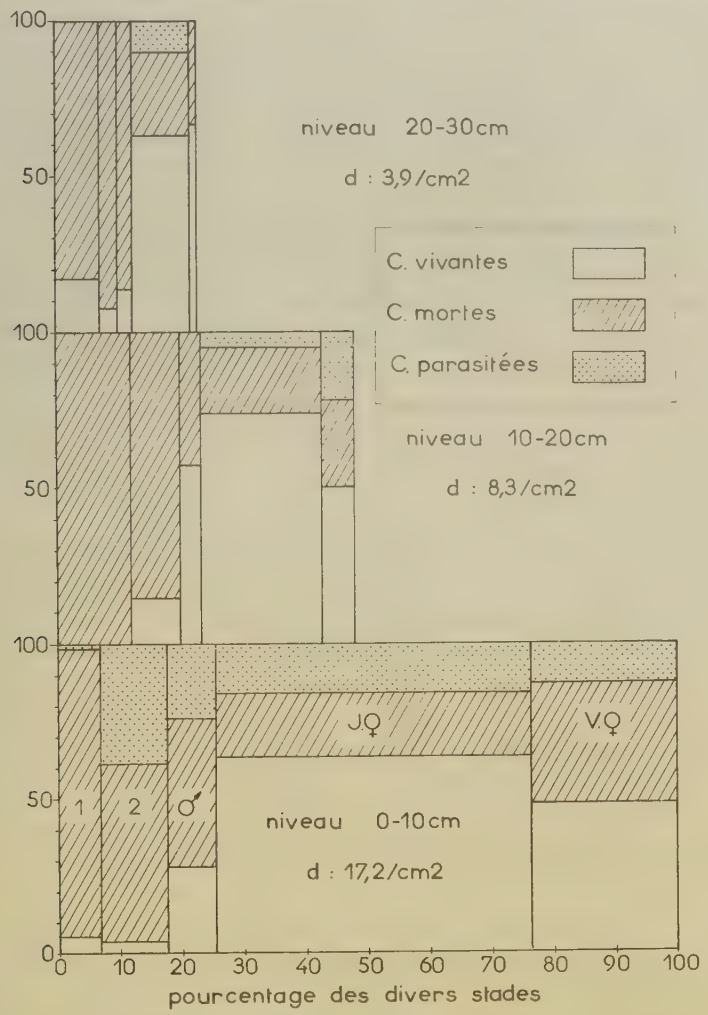

FIG. 25. — *Représentation graphique de la population de Cochenilles, compte-tenu de la densité de chaque niveau. Importance, en p. 160. de la mortalité naturelle et du parasitisme pour chaque stade. Biotope I.*

de l'échantillonnage et, en ordonnées, ceci pour chacun des stades, l'importance relative (exprimée en p. 100) des cochenilles vivantes, des individus morts par suite d'une toute autre cause que le parasitisme et des hôtes parasités. En adoptant une échelle identique pour tous les graphiques, nous possédons déjà là un moyen d'étude rapide et satisfaisant de l'action des deux facteurs invoqués, mortalité naturelle et parasitisme, en cours de saison, par la seule comparaison des surfaces qui les représentent.

Mais le graphique devient la fidèle image de cette population, si l'on tient compte

dans la surface du rectangle adopté de la densité au cm², en rendant proportionnelle à celle-ci la base, tout en gardant fixe la hauteur.

Lors de chaque dénombrement, l'échantillon moyen (résultat des comptages effectués sur les six rameaux constituant le prélèvement) est donc représenté par l'empilement des trois surfaces illustrant respectivement l'aspect particulier des populations de chaque niveau (fig. 26). En rapportant comparativement tous les comptages faits au cours de l'année à une base commune, celui où la densité au cm² est la plus forte par exemple, nous obtenons l'évolution exacte de la population.

Cette méthode qui tient compte de l'action à la fois qualitative et quantitative des différents facteurs vis-à-vis de l'ensemble vivant des populations de cochenilles, permet donc de traduire quantitativement l'évolution constante de ces dernières dans l'espace et dans le temps.

2° *Evolution d'ensemble de chaque population dans l'espace et dans le temps.*

Dans le biotope II, la méthode adoptée nous permet la comparaison satisfaisante des deux états d'une même population, observée avant la reprise d'activité au printemps tout d'abord, puis la même année au seuil de l'hiver (fig. 27).

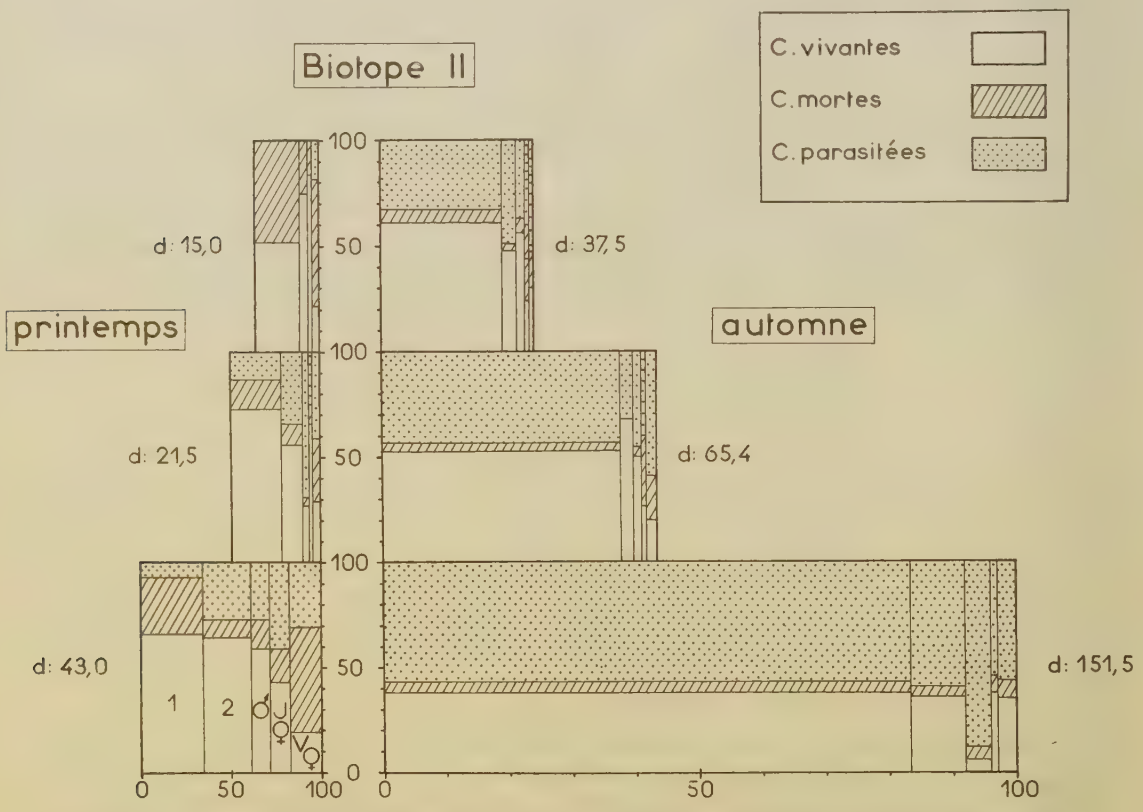

Fig. 27. — *Comparaison d'une même population d'*A. rosae : *avant la reprise d'activité (23 janvier), puis au seuil de l'arrêt de développement hivernal (17 novembre). Biotope II. 1958.*

Entre ces deux dates, nous observons une augmentation générale de l'importance numérique des populations ; elle passe sensiblement de 1 à 3 à tous les niveaux. Détaillées par stade, ces populations renferment l'une et l'autre une prédominance

de jeunes individus fixés (1er stades, 2e stades ♂ et ♀), au total de 71 à 86 p. 100 des cochenilles dénombrées le 23 janvier, et 96 p. 100 le 17 novembre.

Comparable au point de vue stade évolutif de l'hôte, ces deux populations manifestent pourtant des différences nettes dans l'importance réelle des ennemis naturels.

Le taux de parasitisme est le plus fort à l'automne et compte-tenu des niveaux, il décroît progressivement depuis le bas jusqu'au sommet des rameaux. Pour les premiers stades larvaires, par exemple, individus les plus nombreux, il atteint 57 p. 100 au niveau du sol, 42,9 p. 100 au-dessus et 32,8 p. 100 au sommet de la contamination, vis-à-vis des chiffres de 7,3 p. 100, 12,8 p. 100 et 0, calculés comparativement pour les mêmes niveaux en fin d'hiver. Ce phénomène de l'augmentation dans le temps du taux de parasitisme entre le printemps et l'automne, doublée d'une diminution relative de ce même taux dans l'espace, en fonction du niveau de la contamination se retrouve identique sur tous les stades présents d'*A. rosae*.

Par contre, la mortalité naturelle est très faible à l'automne : elle ne dépasse pas 7 p. 100 pour les jeunes stades fixés et oscille de 10 à 30 p. 100 pour les femelles. Elle est globalement plus élevée au printemps et comparativement plus forte au sommet qu'à la base des rameaux, mais elle s'avère variable sur chaque stade.

C'est là un premier aperçu de l'utilisation de la méthode adoptée.

Si nous rapportons maintenant tous les comptages effectués entre les deux biotopes à celui pris pour base où la densité au cm² est la plus forte, nous obtenons ainsi à tout moment l'évolution exacte, l'une par rapport à l'autre, des deux populations.

Elles sont comparables à chaque instant au point de vue stade évolutif, mais leur importance numérique diffère. Le 20 avril, par exemple, date à laquelle la majorité des femelles pondent sans que les premières éclosions aient lieu, la densité de population est la plus forte dans la localité fraîche et humide, ceci pour tous les niveaux et décroît parallèlement dans les deux points d'observations à mesure que l'on gagne, depuis le ras du sol, le sommet des rameaux (fig. 28).

De plus, à la même date, la mortalité naturelle frappant les jeunes stades est plus forte, et ceci à tous les niveaux, dans le biotope I sec et chaud ; par contre, celle relative aux stades adultes ne témoigne pas de différence significative entre les deux microclimats intéressés.

L'importance du parasitisme total appelle des remarques du même ordre. Celui qui frappe les jeunes stades d'*A. rosae* est plus fort dans le biotope II que dans le premier et décroît progressivement à mesure que l'on gagne depuis la base le sommet des rameaux. Mais l'action des Chalcidiens sur les stades adultes de la Cochenille est comparable dans les deux localités. Tout au plus doit-on noter cependant la tendance observée d'un parasitisme plus fort dans le biotope frais et humide.

Comme les populations ne s'accroissent pas avant le début mai, date des premières éclosions, seules auront donc pu varier avant cette date, vis-à-vis des observations du 23 janvier, l'importance de la mortalité naturelle et, dans une certaine mesure, celle du parasitisme, puisque, nous le verrons, l'éclosion des premiers hyménoptères se manifeste en avril.

Dans le biotope II entre ces deux périodes, alors que les densités observées sont identiques au ras du sol, il est à remarquer l'augmentation de la mortalité naturelle qui frappe les jeunes stades fixés et qui varie selon le niveau de la contamination. Par contre, la mortalité des femelles jeunes ou pondantes d'*A. rosae* demeure très voisine.

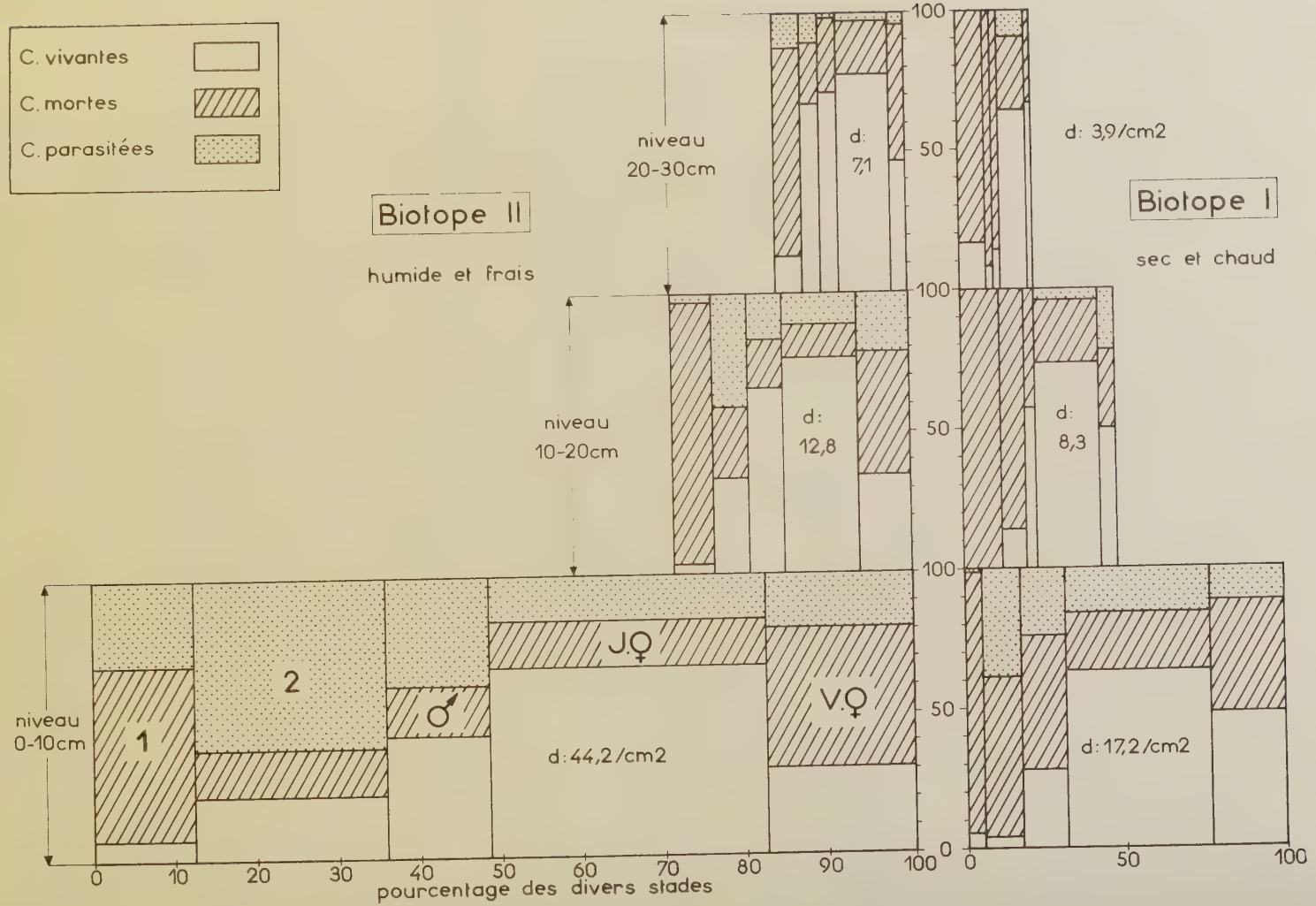

FIG. 28. — *Comparaison des populations d'*A. rosae BOUCHÉ, *entre les deux biotopes considérés, compte-tenu de leur densité, à chaque niveau, et de l'importance, exprimée en p. 100, de la mortalité naturelle hivernale et du parasitisme (21 avril 1958).*

Côté ennemis naturels, tout au plus peut-on noter une augmentation très sensible dans le niveau inférieur du taux de parasitisme relatif aux jeunes stades, alors que celui des femelles de tout âge révèle une tendance opposée.

Ces faits obtenus par l'observation, soit d'une population d'un même lieu (B II) à différentes périodes successives de l'année (au seuil de la reprise d'activité, avant son début d'accroissement, puis en fin d'évolution), soit à une même date de deux populations fixées dans deux localités microclimatiquement différentes (B I et B II), nous apportent déjà des précisions sur le caractère des deux facteurs étudiés.

La mortalité naturelle serait le résultat de deux types d'action. L'une plus spécialement dirigée contre les jeunes stades de la Cochenille resterait sous la dépendance étroite des facteurs écologiques liés aux conditions microclimatiques, ce qui expliquerait les différences observées. L'autre atteignant les stades adultes de l'hôte serait d'origine physiologique ; le dessèchement survenant chez les femelles, la ponte, une fois achevée, il n'apparaîtrait aucune variation certaine dans la mortalité observée entre les deux localités.

De même, les résultats enregistrés sur l'action des hyménoptères parasites classent ceux-ci en deux catégories : ceux qui attaquent les jeunes stades de l'hôte et ceux éclos des femelles de la Cochenille. La répartition des premiers en fonction de la hauteur laisse supposer l'existence, soit d'une très grande sensibilité des adultes de parasites aux conditions microclimatiques, soit d'une ponte des hyménoptères, directement liée à la densité de l'hôte. Par contre, les individus de la deuxième catégorie réagiraient vis-à-vis de ces mêmes facteurs d'une manière beaucoup plus atténuée.

Cette première séparation effectuée dans les deux facteurs étudiés, nous entendons dégager maintenant les variations particulières à chacun d'eux par la comparaison systématique dans chaque localité de tous les aspects successifs de ces populations en cours d'année, en distinguant dans le cas du parasitisme, l'influence propre de chaque Chalcidien.

Mais il est à remarquer que, du fait de son mode d'existence, la cochenille demeure étroitement liée au végétal-hôte. Ce n'est donc qu'une fois connue et appréciée l'influence de ce nouveau facteur sur la population de cochenilles durant l'année que pourra être évaluée l'importance des deux autres.

3° *Action de la plante-hôte.*

L'influence de celle-ci revêt un caractère limité quant à ses modalités d'action sur les divers individus fixés d'*A. rosae.*

En effet dans les deux biotopes retenus, ayant affaire à une seule et même variété de l'espèce *Rubus fructicosus*, nous avons éliminé ce premier facteur, *la variété*, susceptible d'entraîner des variations importantes dans l'intensité des contaminations comme l'observent dans le cas de *Q. perniciosus*, Ackermann (1923) avec diverses variétés de pommiers, ou Schvester (1956), étudiant la réceptivité au Pou de San José d'espèces botaniques variées. Vayssière (1926) rapporte des observations analogues avec *P. pentagona* contaminant des buissons de *Syringa vulgaris* L.

Par suite de l'évolution particulière du framboisier dont les rameaux végètent sur 18 mois environ, depuis mars jusqu'à la fin d'août de l'année suivante, date à laquelle ils se dessèchent entièrement, les populations étudiées sont toujours fixées

sur des rameaux d'âge identique. Aussi, la variation possible de fécondité des femelles en rapport avec l'âge du végétal, telle que l'observent Bliss, Cressmann et Broadbent (1935), dans le cas de *Pseudoaonidia duplex* Ckll., n'est-elle pas à envisager.

Par contre l'état physiologique du végétal, pris dans le sens d'une vigueur variable selon les conditions de culture, peut entraîner la différence constante notée dans la densité des populations fixées dans les deux biotopes par suite, nous l'avons vu, de son influence sur la ponte des femelles présentes.

Pourtant en cours d'année, quelle que soit la localité étudiée, deux points particuliers de l'évolution de ces végétaux retiennent l'attention.

Le premier concerne la tendance observée chez la majorité des rameaux à manifester par place dès l'automne un début d'exfoliation des tissus superficiels de l'écorce. Celle-ci tout d'abord se fend sur une certaine longueur, puis se desséchant, s'écarte du rameau en entraînant les cochenilles fixées. Celles-ci décollées de leur substratum, tombent ou si elles restent adhérentes aux lambeaux d'écorce, sont éliminées ultérieurement avec eux. Ce phénomène acquiert toute son importance tous les ans durant la phase hivernale. Malgré qu'il n'ait pu être étudié en détail, il y a tout lieu de penser qu'il faille lui attribuer une part importante dans la régression des populations constatée pendant les trois premiers mois de l'année.

Le dessèchement complet des rameaux apparus l'année précédente constitue l'autre aspect de l'influence du végétal sur les populations. Afin d'essayer d'en connaître l'incidence exacte sur *A. rosae*, nous avons étudié entre la mi-juin et le début d'août l'évolution de la population comparativement sur le bois de l'année précédente (vieux bois), et sur celui apparu au printemps de l'année en cours (jeune bois). A cette période de l'année, en effet, où l'importance numérique de la Cochenille est la plus réduite, les deux sortes de bois végètent encore côte à côte.

Nous avons considéré à chaque niveau des végétaux observés, les cochenilles vivantes, les mortes et les individus parasités sans distinction de stades, et nous n'avons fait figurer de chiffres dans les tableaux que dans le cas où la mortalité sur vieux bois n'était pas encore complète.

Par contre sur jeune bois, l'absence de chiffres dans un niveau donné traduit l'inexistence d'une contamination chiffrable à ce niveau, et non pas l'absence totale d'individus fixés à cette date.

En 1957, dans le biotope I au niveau supérieur de la contamination sur vieux bois, l'importance des cochenilles vivantes, de 39 p. 100 qu'elle est au début de juin, devient nulle au commencement de juillet. Au ras du sol, le nombre d'individus vivants décroissant progressivement ne devient nul qu'à la fin du même mois. Dans le niveau moyen, la mortalité est presque totale le 19 (tableau 9).

Dans le biotope II également, le dessèchement complet de la plante-hôte devient manifeste fin juillet, mais il est déjà visible le 19 pour les deux portions des rameaux situées au-dessus de 10 cm du sol (tableau 10).

Ce dessèchement de la plante-hôte se manifestant à la même période dans les deux biotopes complète donc en agissant de la même manière, l'action des conditions microclimatiques responsables déjà aux autres périodes de l'année, nous l'avons vu, d'une mortalité naturelle différente entre les niveaux. En effet, comme la mortalité naturelle qui augmente à mesure que l'on gagne depuis la base le sommet des rameaux, le dessèchement total intervient progressivement, depuis le sommet du végétal jusqu'au niveau du sol.

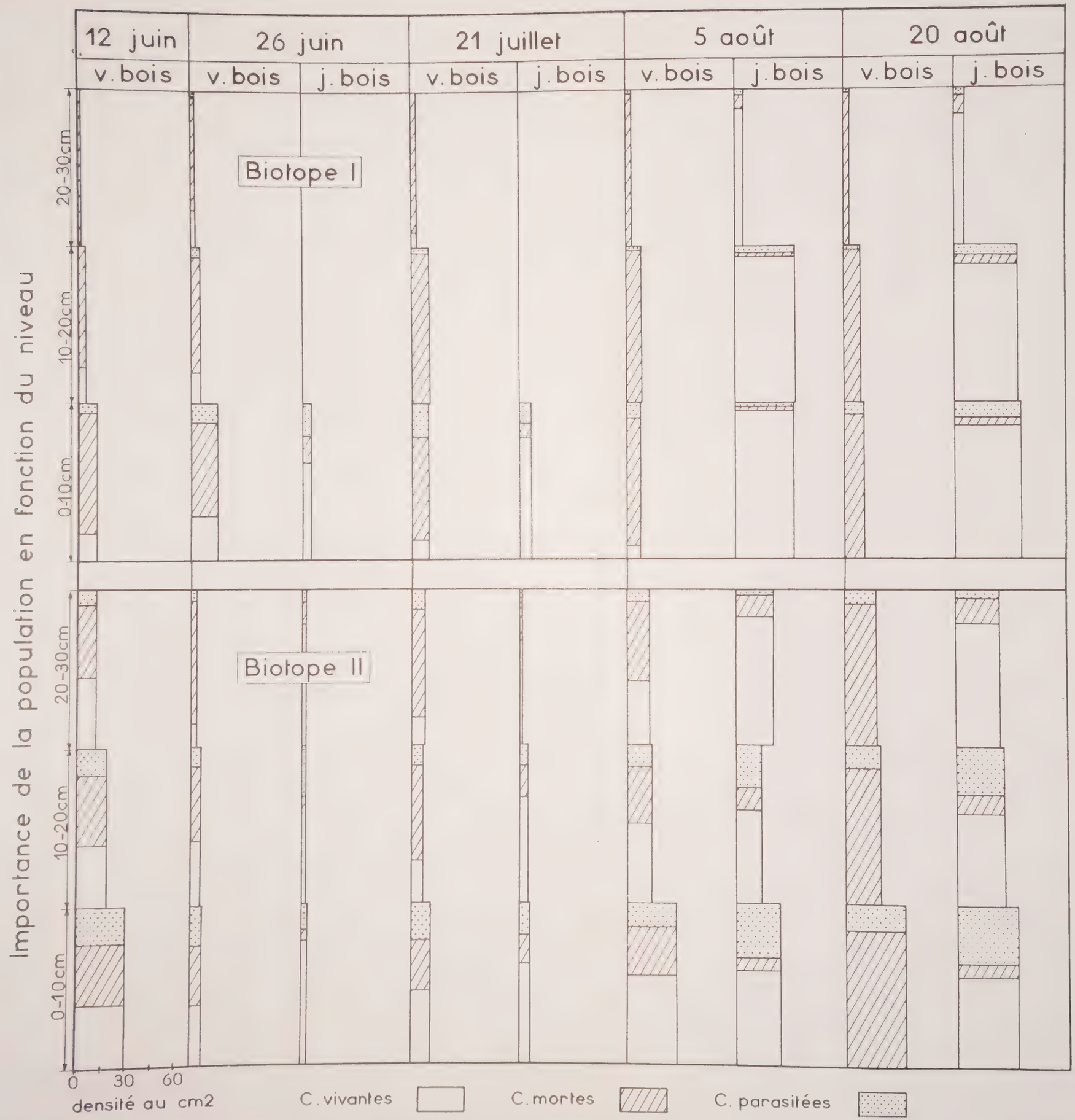

FIG. 29. — *Évolution comparée des populations d'*A. rosae, *fixées sur les deux types de bois au début de l'été, dans les deux biotopes, en fonction de la densité, compte tenu de l'importance numérique, exprimée en p. 100, des individus vivants, morts et parasités.* (*Vallée de la Siagne. A. M. 1958*).

TABLEAU 9

*Evolution comparée des populations d'*A. rosae *en fonction du niveau sur vieux bois et jeune bois en* 1957. *Biotope I.*

		6/VI	21/VI	3/VII		19/VII		30/VII		13/VIII	
		VB	VB	VB	JB	VB	JB	VB	JB	VB	JB
20-30	CV	39,0	18,8						70,0		86,8
	CM	54,0	72,5						10,9		5,0
	CP	7,0	8,7						19,1		8,2
10-20	CV	66,3	38,2	13,0		1,3	48,4		77,3		87,7
	CM	22,6	48,5	66,8		82,8	11,3		9,2		3,0
	CP	11,0	13,3	20,2		15,8	40,3		13,5		9,3
0-10	CV	55,5	38,8	19,0		4,0	53,4		88,7		53,5
	CM	13,2	34,5	38,0		63,8	17,0		5,3		34,2
	CP	31,3	26,7	43,0		32,2	29,6		6,0		12,3

Pour chaque niveau et sur les deux types de bois, vieux bois (VB), et jeune bois (JB), l'importance individus vivants (CV), morts (CM), et parasités (CP) est représentée en p. 100 vis-à-vis de l'ensemble a population

TABLEAU 10

*Evolution comparée des populations d'*A. rosae *en fonction du niveau sur vieux bois et jeune bois, en* 1957. *Biotope II.*

		6/VI	21/VI	3/VII		19/VII		30/VII		13/VIII	
		VB	VB	VB	JB	VB	JB	VB	JB	VB	JB
20-30	CV	44,1	37,8	10,3							92,7
	CM	21,3	48,5	72,1							5,6
	CP	34,6	13,7	17,6							1,7
10-20	CV	51,4	52,5	38,3					86,0		91,6
	CM	32,0	30,5	48,9					0,6		3,3
	CP	16,6	17,0	12,8					13,4		5,1
0-10	CV	39,4	55,0	41,5	33,6	15,8	70,0		40,0		90,1
	CM	32,5	31,1	37,7	32,8	64,0	12,0		51,0		3,7
	CP	28,1	13,9	20,8	33,6	20,2	17,9		9,0		6,2

Pour chaque niveau et sur les deux types de bois : vieux bois (VB) et jeune bois (JB), l'importance des ividus vivants (CV), morts (CM) et parasités (CP), est représentée en p. 100 vis-à-vis de l'ensemble de population.

Parallèlement, la contamination des jeunes rameaux s'étend à partir de la base. t cours du mois de juillet, elle se répartit de proche en proche sur les 30 cm de uteur constituant en général son aire normale de dispersion.

Ces deux faits combinés, *dessèchement total et recontamination des jeunes rameaux*, urraient à priori expliquer la faible densité des populations d'*A. rosae* notées à cette période. Néanmoins, pour s'en persuader, nous avons repris nos observations

en 1958, en maintenant notre classification des cochenilles en individus vivants, morts et parasités, mais en tenant compte chaque fois, dans les deux biotopes existants, de la densité caractéristique des niveaux (fig. 29).

Il est à remarquer tout d'abord que la période de deux mois s'étendant du 12 juin au 20 août durant laquelle s'échelonnent nos observations se place par rapport à l'évolution de la Cochenille de la façon suivante. A la mi-juin, la sortie des larves issues des pontes de la génération hivernante est achevée ; la population est représentée par des jeunes stades fixés. Deux mois plus tard, nous en retrouvons une identique. Elle est alors constituée par les individus de la 2e génération annuelle dont les larves mobiles se manifestent dans les deux localités entre le 21 juillet et le 5 août.

La densité des populations s'accroît en effet à partir de cette période. L'augmentation est d'autant plus visible sur jeune bois que la contamination jusqu'au 5 août demeure réduite ou inexistante tout le long du rameau. Dans le biotope I par exemple, cette contamination faible (densité : 7 au cm²), qui n'existe qu'au ras du sol le 21 juillet, devient décelable au niveau supérieur le 5 août. Son importance numérique atteint 5 individus au cm², alors qu'elle avoisine déjà 37 et 38 dans les niveaux moyens et inférieurs.

De même dans le biotope II où sur jeune bois la contamination faible se répartit tout le long des rameaux, nous assistons à une nette augmentation de la densité de population entre le 21 juillet et le 5 août. Elle passe, en considérant successivement les trois niveaux depuis le ras du sol, de 6 à 28 individus au cm² pour le plus bas, de 5 à 16, pour le niveau moyen et de 1 à 24 au sommet du rameau. Ultérieurement la densité s'accroît, mais dans une proportion beaucoup plus réduite.

Pendant le même temps, la population évolue sur le vieux bois également selon des modalités différentes suivant le lieu d'observations.

Dans la localité sèche (B I), l'importance des cochenilles vivantes, déjà réduite à tous les niveaux le 26 juin, diminue encore entre cette date et le 21 juillet. Puis le dessèchement progressif de la plante-hôte gagnant de vitesse sur la fixation des jeunes larves à l'éclosion, nous retrouvons le 5 août une population dont la densité n'a pas augmenté et qui ne comporte plus que quelques individus vivants (8 p. 100), à la base des rameaux. Les jeunes néonates qui vont éclore se sont pour la plupart desséchées sous les boucliers maternels ; seules quelques-unes réussissent à migrer sur les jeunes pousses de l'année. L'augmentation de densité observée sur jeune bois à cette date n'est toutefois pas liée à cette migration, toujours limitée, d'un rameau à l'autre, mais tient à la dispersion sur un même rameau de la descendance des femelles qui ont évolué à partir des néonates de la première génération fixée dès le printemps sur jeune bois.

Durant la même période dans le biotope II, l'importance des cochenilles vivantes à tous les niveaux le 21 juillet, jointe à l'absence visible de dessèchement chez le végétal-hôte permet dans la période s'étendant jusqu'au 5 août l'augmentation de la densité de la population, par suite de la fixation tout le long des rameaux des néonates écloses. A cette date, pour les deux niveaux inférieurs les populations sont comparables sur vieux bois et jeune bois, du point de vue de la densité et de l'importance des individus vivants.

Mais au niveau supérieur, la densité observée relativement réduite sur vieux bois par rapport à celle notée sur jeune bois, comme l'importance limitée des cochenilles vivantes (41 p. 100), témoignent d'un début de dessèchement du végétal-hôte.

L'action de celui-ci devient totale avant le 20 août, car à cette date tous les individus fixés sur vieux bois sont déjà morts. Sur jeune bois, par contre, la population a continué à s'accroître tout en conservant un faible taux de mortalité naturelle.

Ces observations mettent en évidence l'*action primordiale du dessèchement annuel de la plante-hôte comme facteur limitant les contaminations.* Toutes les années à la même période, la dissémination et l'augmentation des populations d'*A. rosae*, possibles du fait de l'éclosion des jeunes larves mobiles de la deuxième génération annuelle, se trouvent entravées par ce facteur propre au milieu dont les modalités d'action varient selon le biotope étudié.

Par suite du dessèchement précoce visible dès la fin juin dans le biotope I, son influence limitera déjà la ponte, du fait d'une réduction sensible du nombre de femelles pondantes ou du nombre d'œufs déposés par celles mortes avant la ponte achevée, pour éliminer rapidement avant la fin juillet, les larves mobiles écloses et les premiers stades fixés.

Dans la localité fraîche et humide (B II), le retard d'un mois enregistré par rapport au lieu précédent dans le dessèchement total des rameaux de framboisiers n'apporte aucune perturbation à la ponte d'*A. rosae*. A l'éclosion normale des jeunes larves lui faisant suite, succèdent leur fixation et un début d'évolution. C'est alors seulement que se manifeste l'action du végétal qui entraîne la mortalité complète de tous les individus fixés, en frappant une population dont la densité est beaucoup plus forte que dans la première localité.

Les conditions microclimatiques locales jouent donc, là encore un rôle primordial. *Si le climat provoque chaque année à la même période le dessèchement complet des rameaux de l'année précédente, le microclimat modifie les dates de sa manifestation et l'incidence de celles-ci sur le cycle évolutif d'*A. rosae, *cycle indépendant du biotope considéré, détermine les particularités observées.*

C'est là, sur *A. rosae* une première action directe et tangible du végétal-hôte. Par voie de conséquence, il en possède une autre celle de modifier éventuellement l'importance numérique du parasitisme.

La réduction du nombre d'hôtes vivants peut amener parallèlement une augmentation de l'importance des parasites déjà existants, s'ils ont acquis leur indépendance par rapport à leur hôte. Endophages en effet, ils sont liés à lui durant la première phase de leur évolution. La mortalité de la cochenille entraînant celle du parasite qui n'a pas dépassé le stade vieille larve, de la date du dessèchement complet des rameaux par rapport au cycle de chaque parasite, résultera donc le respect plus ou moins total des Chalcidiens présents.

Théoriquement, dans le premier cas nous pouvons attendre un renforcement de l'action pratique des parasites qui, dans le deuxième au contraire, tendra à diminuer.

4° *Action de la mortalité naturelle climatique.*

L'étude du végétal-hôte vient de nous montrer que le cycle annuel d'évolution normale d'une population d'*A. rosae* fixée sur framboisiers débute au commencement juillet pour se terminer l'année suivante, environ à la même date.

Dans ces conditions, il semblerait logique d'étudier les variations de la mortalité naturelle au cours de la même période. Il est toutefois à remarquer que durant toute une année si les variations observées sont imputables en partie aux conditions cli-

matiques, la méthode employée en fournit des supplémentaires et non des moindres en relation directe avec le cycle évolutif de l'insecte. En effet, la mortalité est définie comme la proportion, exprimée en p. 100, d'individus morts d'un stade donné par rapport à l'ensemble des insectes dénombrés de ce stade, en excluant dans l'étude actuelle les individus parasités. Au moment du passage de la population entière à un stade donné, le nombre d'individus vivants du stade précédent va en diminuant, tandis que reste fixe, celui des insectes de ce même stade, morts par suite des conditions climatiques. La mortalité naturelle tendra donc chaque fois vers le maximum et ce phénomène se renouvelera à la génération suivante.

Mortalité hivernale.

Ces considérations nous ont fait limiter nos observations, pour obtenir des résultats valables relatifs à la mortalité hivernale, à l'étude de l'influence de ce facteur sur des populations en cours d'évolution réduite, de l'automne jusqu'à la fin de l'hiver suivant.

Nous avons étudié dans le biotope I tout d'abord, les variations affectant durant cette période les premiers stades larvaires les plus sensibles aux seuls facteurs climatiques.

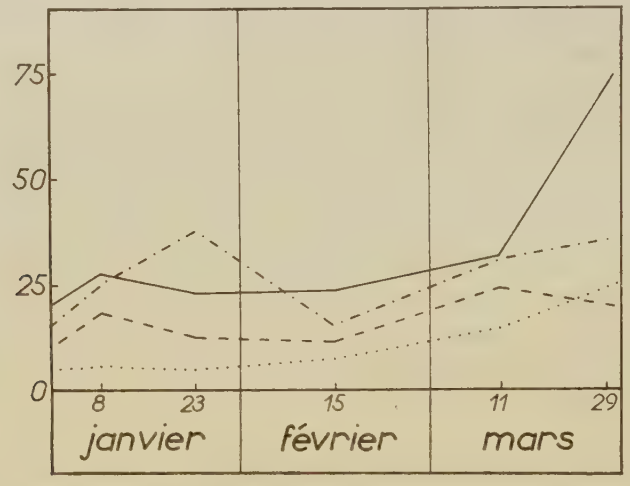

FIG. 30. — *Mortalité naturelle comparée des jeunes stades d'évolution d'*A. rosae, *au cours du premier trimestre 1958 dans le biotope I, exprimée en p. 100 (en traits pleins : les premiers stades ; en pointillés : les deuxièmes stades ♀; en tiretés : les deuxièmes stades ♂ ; en traits mixtes : les jeunes femelles).*

Les chiffres rapportés sont relatifs à la portion de végétal comprise entre le niveau du sol et 10 cm de hauteur, et calculés en tenant compte des dissections pratiquées.

La mortalité des premiers stades fixés évolue peu durant la fin de l'été ; elle avoisine 15 p. 100, le 13 novembre 1957 et se stabilise par la suite de janvier à la mi-février 1958, entre 20 et 25 p. 100. Passée cette période, elle augmente d'abord légèrement jusqu'au 11 mars, puis brusquement entre cette date et la fin du même mois où elle atteint le 29, 74, 3 p. 100.

La mortalité des autres stades de développement d'*A. rosae* varie d'une façon identique. Comme ils hivernent tous normalement, nous avons comparé leur courbe de mortalité durant le premier trimestre de l'année (fig. 30).

Celle relative aux deuxièmes stades ♀, d'un minimum de 5,6 p. 100, le 8 janvier atteint progressivement 24,4 p. 100 le 29 mars, et s'élève brusquement à 91 p. 100 le 21 avril. La courbe caractéristique des deuxièmes stades ♂ reproduit les variations de la précédente entre des valeurs restant toujours supérieures ; elle passe d'une mortalité de 18,6 p. 100 début janvier à 20 p. 100 fin mars, l'accroissement apparent de la mortalité naturelle se manifestant à partir du 21 avril. Stade ultérieur dans l'évolution de la Cochenille, les jeunes femelles ont une mortalité dont la courbe caractéristique est la réplique exacte des trois précédentes.

Ainsi l'évolution d'ensemble de la mortalité naturelle frappant les divers stades successifs d'*A. rosae*, à l'exclusion des femelles pondeuses, conduit à constater que les courbes caractéristiques de chaque stade possèdent une allure identique. A la période stable du début de l'année, succède dès le 15 février, un léger accroissement de la mortalité. Celui-ci fait bientôt place (dès le 15 mars pour les premiers stades, à partir de la fin du même mois pour les autres), à une brusque augmentation de la mortalité qui n'est qu'apparente puisque liée à l'évolution de la Cochenille.

L'élévation de la mortalité naturelle constatée en fin d'hiver tiendrait au fait suivant. D'abord à la reprise d'activité qui prépare la mue des premiers hivernants. Celle-ci constituant une phase critique dans la vie de l'insecte, s'accompagne généralement d'une certaine mortalité, observée déjà dans le cas des Diaspines voisines *P. pentogana* Targ. (Bénassy, 1958*e*), et *Q. perniciosus* Comst. (Vasseur et Schvester, 1957), (Bénassy, 1958*d*). Les deuxièmes stades ainsi formés seraient plus sensibles que les premiers aux variations d'assez grande amplitude qui peuvent encore avoir lieu à cette période de l'année. Comme parallèlement les jeunes femelles réagissent de la même manière, il apparaît que le fait de reprendre activité sensibilise aux conditions climatiques l'insecte, sans distinction de stade.

Nous nous sommes donc intéressé à la mortalité frappant l'ensemble des jeunes stades (premiers, deuxièmes ♂ et ♀, jeunes femelles), au cours du premier trimestre de l'année, pour obtenir une estimation satisfaisante de l'action de ce facteur entre les années ou les deux localités.

On doit remarquer que si l'augmentation du nombre d'individus morts en fonction du temps s'effectue d'une façon uniforme dans le biotope I, elle se réalise par contre, d'une manière irrégulière dans l'autre (tableau II).

TABLEAU II

*Mortalité hivernale frappant l'ensemble des jeunes stades d'*A. rosae *en fonction de l'année et du biotope.*

	Biotope I		Biotope II	
	1957	1958	1957	1958
2 janvier	5,0	25,9	8,7	23,3
23 janvier	6,0	13,1	10,0	34,0
15 février	9,2	11,0	23,8	27,1
26 février	11,2		40,2	
11 mars	16,0	36,4	41,1	47,5
29 mars	20,0	47,7	49,7	36,3

Si la mortalité varie selon les années, 1958 apparaissant comme plus néfaste aux jeunes stades fixés que 1957, elle reste supérieure dans la localité humide à ce qu'elle est comparativement dans l'autre.

Ces observations sont à rapprocher de celles rapportées antérieurement sur cette même mortalité, mais notée le 21 avril entre les deux biotopes. Nous avons vu que le premier, sec et chaud, était à cette date le plus néfaste à l'insecte.

Il semble donc, que selon la période de l'année, l'influence des conditions microclimatiques, dans le cadre du climat régional, soit ressentie d'une façon différente par les populations.

En période hivernale, une température basse associée à l'hygrométrie forte du biotope II serait responsable d'une mortalité plus élevée que la même température agissant sur la population hivernante de la localité sèche. Par contre au printemps, époque où la température régionale est la plus élevée, les faits sont inversés.

Dans le cas du biotope I, la mortalité naturelle enregistrée est la manifestation exacte de l'influence des seules variations du climat, peut-être amplifiées par l'aridité du lieu. Celles-ci, dans le cas du biotope II, se trouveraient modifiées par l'existence du microclimat particulier à cette dernière localité agissant avec une certaine inertie comme élément tampon. La mortalité constatée est moindre que dans le premier cas.

Ces mêmes considérations conduisent à penser que la mortalité la plus forte durant la période hivernale devrait se localiser au ras du sol dans le biotope II, alors qu'elle se retrouverait au sommet de la contamination dans la localité sèche.

TABLEAU 12

*Mortalité hivernale frappant l'ensemble des jeunes stades d'*A. rosae *dans chaque biotope en fonction du niveau (années* 1957 *et* 1958).

			8/I	23/I	15/II	26/II	11/III	29/III
1957	BI	2	5,1	6,2	10,0	14,4	18,2	24,2
		1	5,0	5,7	8,4	8,0	13,8	15,7
	BII	2	7,5	8,5	28,2	33,5	34,6	44,5
		1	10,0	11,7	19,8	44,0	50,8	56,2
1958	BI	2	20,4	11,7	9,5		47,5	70,6
		1	28,3	18,4	13,0		26,7	37,5
	BII	2	29,3	24,2	16,8		62,0	25,1
		1	17,7	32,7	22,4		50,1	38,6

C'est ce que l'on observe en général. En 1957, par exemple, tous les chiffres obtenus au niveau du sol, dans le biotope II, sont supérieurs à ceux calculés pour le niveau au-dessus (tableau 12). Dans la localité sèche, la différence attendue entre les deux niveaux n'est pas aussi nette ; tout au plus peut-on noter la tendance de la mortalité naturelle d'être plus réduite au niveau du sol en 1957. L'année suivante, cependant, cette tendance devient réalité, dès la fin de février.

Mortalité estivale.

Après le dessèchement complet du rameau de l'année précédente, nous retrouvons au début de l'été les populations fixées sur jeune bois ; le chevauchement des générations successives offre à chaque instant la présence de tous les stades d'évolution d'*A. rosae*. Ceci réduit les variations dues au cycle de l'insecte dans le calcul de la mortalité et nous permet une estimation de l'importance des individus morts au cours de l'été en prenant de nouveau comme exemple, les premiers stades fixés sur toute la hauteur du rameau.

L'année 1958 se présente comparativement à 1957, comme la plus néfaste dans les deux localités, mais dans chaque cas, la mortalité demeure réduite (fig. 31).

En 1957, elle avoisine régulièrement 2 à 3 p. 100 de la fin juillet au début du

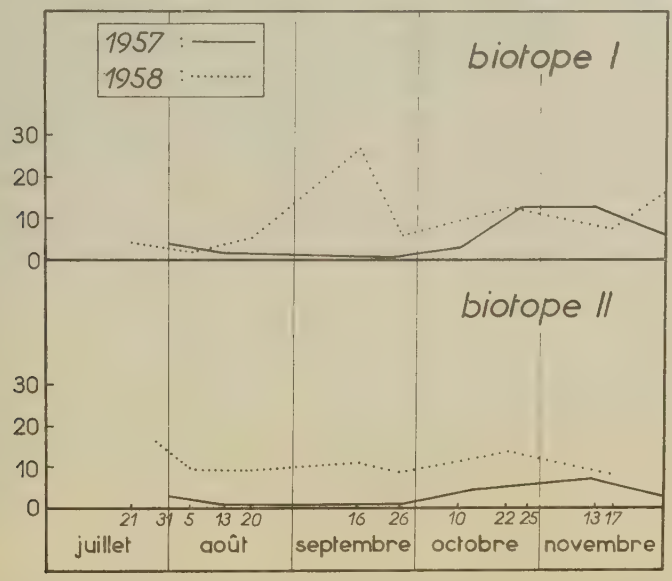

Fig. 31. — *Mortalité naturelle comparée (exprimée en p. 100) des premiers stades d'*A. rosae *au cours de la période estivale, selon les années, entre les deux biotopes.*

mois d'octobre pour atteindre, dans le biotope II, 7 p. 100 le 13 novembre, et plafonner à 12 p. 100 le 17 décembre ; et dans le biotope I, 12 p. 100 dès le 25 octobre, chiffre dont elle ne s'écarte guère par la suite.

En 1958, la mortalité se maintient aux environs de 10 p. 100 de la fin juillet à la fin novembre, pour atteindre 17 p. 100 à la mi-décembre dans la localité fraîche et humide. Par contre dans la localité sèche, la courbe passe par un maximum (27 p. 100 à la mi-septembre), puis fluctuant autour de 10 p. 100 par la suite, elle atteint 24 p. 100 au commencement de décembre. Ces variations seraient à rapprocher des conditions climatiques (température essentiellement) observées au cours de la même période. Si nous caractérisons cette dernière par la température mensuelle moyenne enregistrée, le mois de septembre apparaît comme particulièrement chaud avec 25°C par rapport aux 18°5C de l'année précédente. Comme c'est au cours de ce mois que nous avons noté le maximum de mortalité, il semble logique d'attribuer celle-ci à cette augmentation brusque de température, ressentie aussitôt dans la

localité sèche, et atténuée au point de devenir pratiquement inexistante dans le cas de la localité fraîche, par suite de son microclimat très particulier.

Ces mêmes considérations devraient nous amener en plus à constater une variation de la mortalité selon les niveaux qui, de sensible dans le cas du biotope I tendrait à s'atténuer dans l'autre. En effet, dans la localité sèche, durant les années 1957 et 1958, la mortalité la plus forte a tendance à se localiser au ras du sol, au niveau inférieur de la contamination (tableau 13), et à décroître progressivement au-dessus.

Par contre dans le biotope II, il n'existe pas de différence sensible en 1957, mais elle se révèle l'année suivante entre le niveau inférieur et les deux autres ; la mortalité la plus réduite se situe alors au ras du sol.

Les conditions microclimatiques locales déterminent donc à cette époque de l'année des variations inverses de celles enregistrées en fin d'hiver.

Mais à l'automne 1958, nous retrouvons parallèlement dans les deux biotopes un accroissement brusque de la mortalité naturelle au niveau du sol, où elle se révèle plus forte dans la localité sèche (54,1 p. 100) que dans l'autre (35 p. 100). Il semble que ce phénomène particulier puisse se rattacher à l'arrêt de l'irrigation observé dans les deux plantations dans la première décade du mois de septembre. L'augmentation de température en résultant par suite des données exceptionnelles du mois, est telle, dans le biotope I, qu'elle provoque un accroissement de la mortalité des premiers stades fixés tout le long des rameaux, mais elle se limite dans le biotope II, par contre, à une action tangible aux seuls niveaux inférieurs des contaminations.

TABLEAU 13

*Mortalité estivale frappant les premiers stades larvaires fixés d'*A. rosae *dans chaque biotope, en fonction du niveau. Années* 1957-1958.

			21/VII	31/VII	5/VIII	13/VIII	20/VIII	16/IX	26/IX
1957	B I	3		/		0,2			0,0
		2		4,9		0,8			0,0
		1		2,5		7,4			0,9
	B II	3		/		0,0			2,1
		2		0,0		1,2			0,8
		1		14,1		2,9			0,9
1958	B I	3	/		0,7		0,4	0,0	5,7
		2	/		1,1		2,7	20,7	3,6
		1	4,1		0,3		7,4	54,1	9,7
	B II	3	20,0		10,9		13,5	23,5	8,1
		2	18,9		18,3		12,4	19,7	3,0
		1	14,8		4,8		6,2	1,4	35,0

Tout se passe donc une nouvelle fois comme si l'influence des données climatique, saisonnières était ressentie d'une façon différente par les populations des deux localités.

Ainsi, l'étude durant toute l'année de la mortalité naturelle frappant directement les jeunes individus fixés d'*A. rosae*, depuis le premier stade jusqu'à la jeune femelle, ou tous les stades de la Cochenille indirectement par l'intermédiaire du dessèchement de la plante-hôte, fait apparaître trois périodes distinctes :

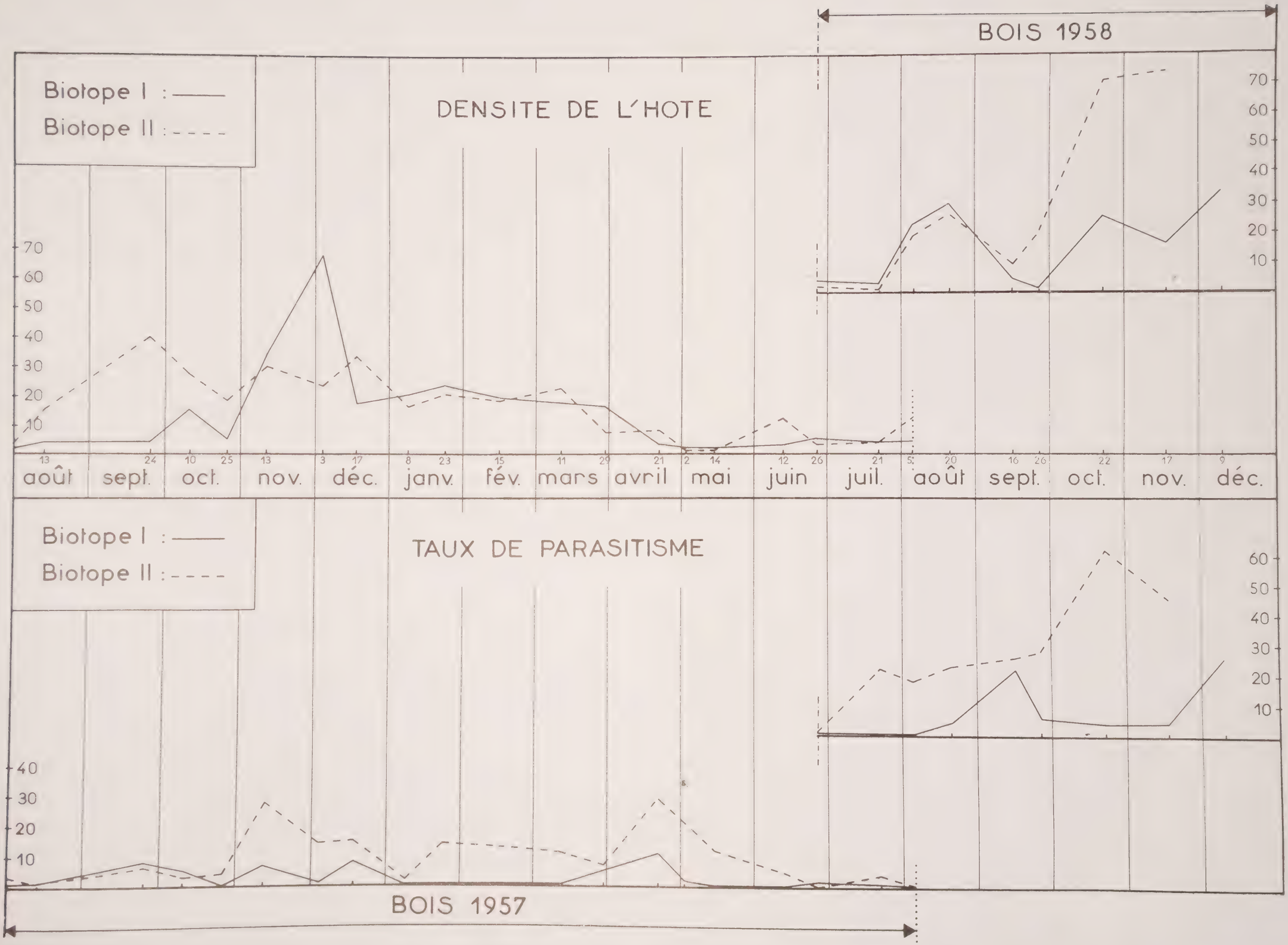

FIG. 32. — *Évolution comparée du taux de parasitisme par* A. chionaspidis (*exprimée en p. 100*) *et de la densité de l'hôte* (*représentée par le nombre d'individus au cm²*) *dans les deux biotopes pour les populations d'*A. rosae *fixées :*
— sur bois 1957, du 1er août 1957 au 5 août 1958 ;
— sur bois 1958, de la mi-juin à la fin décembre 1958.

La première dite post-hivernale ou printanière, se caractérise par l'existence d'une mortalité sensible, liée aux conditions extérieures et visible dès la reprise d'activité. Variable selon les années, suivant les biotopes retenus et la hauteur de la contamination vis-à-vis du sol, elle frappe indistinctement tous les stades de l'insecte, à l'exception pourtant des ♀ âgées.

La période estivale lui succède plus localisée dans le temps. L'influence du végétal-hôte l'emporte alors sur les autres conditions de milieu, et détermine en juillet-août la mortalité complète de toutes les cochenilles présentes sur le bois de l'année précédente.

Durant le second semestre de l'année, troisième période considérée, le végétal cède de nouveau au climat le rôle de facteur limitant. Son action, en général faible, très modifiée par les conditions microclimatiques locales, peut être sensible fin août début septembre selon les années. Elle s'atténue rapidement à l'automne et la mortalité se révèle faible au commencement de l'hiver.

5° *Action du parasitisme.*

La méthode employée dans l'étude d'*A. rosae*, nous l'avons vu, nous a amené dans un premier aperçu, à classer les parasites de cette Diaspine en deux groupes : ceux inféodés aux jeunes stades de l'hôte (essentiellement premiers stades et deuxièmes stades ♂ et ♀), et ceux liés aux stades adultes que sont les jeunes femelles ou les femelles pondeuses.

Parallèlement, l'inventaire des ennemis naturels par la méthode des éclosoirs, les observations qui l'accompagnent et la bibliographie touchant les diverses espèces écloses permettent de porter à trois le nombre de groupes ou de types parasitaires précédemment définis, en fonction du stade hôte attaqué.

Arrhenophagus chionaspidis, type I, limite son action aux seuls premiers et deuxièmes stades larvaires des deux sexes.

Pteroptrix dimidiatus représente le deuxième type ; il évolue sur les stades ♀ et les jeunes femelles.

Le type III, celui des « Encyrtides », groupe indistinctement, par suite de modalités parasitaires très voisines, les trois espèces de la sous-famille des Encyrtinae : *Adelencyrtus aulacaspidis*, *Apterencyrtus microphagus* et *Thomsonisca typica* qui pondent dans les stades adultes d'*A. rosae*.

La comparaison de l'aspect d'une même population, observée successivement au printemps, puis à l'automne, donne un premier aperçu de l'efficacité parasitaire des trois types, après une saison d'interaction entre le développement de l'hôte et celui de ses divers parasites, sous l'action des conditions climatiques. Entre ces deux périodes, la comparaison systématique dans chaque localité de tous les aspects successifs de ces populations offre, en cours de saison, la représentation exacte des variations de l'action de chaque type parasitaire, traduite par son importance numérique relative, compte-tenu du microclimat du lieu.

Nous avons groupé, dans le tableau 14, le taux moyen du parasitisme observé pour chaque stade-hôte, d'abord à la mi-février, puis à la mi-novembre, dans les deux localités, pour les quatre années successives d'observations.

La comparaison de ces chiffres permet la remarque suivante.

Le biotope II manifeste d'une façon constante la tendance marquée à ce que

l'importance réelle de chaque parasite, vis-à-vis de son hôte, soit plus grande que dans le biotope I. Ceci est particulièrement visible à l'automne, car au printemps, selon les années, les chiffres peuvent ne pas êtres très différents.

TABLEAU 14

Taux moyen de parasitisme calculé pour la population totale du rameau répartie par stade, au printemps (mi-février) et à l'automne (mi-novembre) dans chaque biotope, selon les années.

		Biotope I					Biotope II				
	Stades	1er	2e ♀	2e ♂	J ♀	V ♀	1er	2e ♀	2e ♂	J ♀	V ♀
1956	Printemps....	0,0	0,0	0,0	8,3	54,0	0,0	1,0	9,5	8,9	27,5
	Automne.....	16,1	8,5	29,1	23,3	26,4	19,5	62,7	98,9	32,6	37,4
1957	Printemps....	0,0	2,5	0,0	20,7	21,3	38,5	10,0	20,6	24,2	25,4
	Automne.....	6,1	7,5	21,2	15,4	18,1	42,5	10,6	38,8	8,3	40,1
1958	Printemps....	0,0	7,6	2,3	26,5	31,9	7,1	16,5	41,4	25,7	31,0
	Automne.....	0,0	23,5	6,0	15,5	51,0	45,8	43,4	64,4	33,9	57,1
1959	Printemps....	0,0	7,6	4,3	12,2	31,2					
	Automne.....	7,7	28,1	18,7	6,3	17,3					
		« Arr. »			« Pt. »	« Enc. »	« Arr. »			« Pt. »	« Enc. »

Les observations ont été effectuées durant trois années dans le biotope II et quatre années dans l'autre. Les chiffres rapportés ont été calculés compte tenu des dissections :
— sur les premiers et deuxièmes stades larvaires ♂ et ♀ pour le parasitisme par *Arrhenophagus* : « Arr. »
— sur les seules jeunes femelles pour le parasitisme par *Pteroptrix* : « Pt. »
— sur les vieilles femelles pour le parasitisme par les Encyrtides : « Enc. ».

Nous devons distinguer cependant l'action particulière de chaque type parasitaire.

Celle d'*A. chionaspidis*, faible ou inexistante sur les jeunes stades fixés d'*A. rosae* au printemps, augmente à l'automne jusqu'à des chiffres qui, selon les années, ne dépassent pas 30 p. 100 dans le biotope I. Mais ils avoisinent comparativement de 40 à 60 p. 100 dans les cas les plus favorables (exception faite du taux de parasitisme de 98 p. 100 observé chez les pronymphes ♂ en 1956) du biotope II.

Par contre, l'action de *P. dimidiatus* sur les jeunes femelles de l'hôte a tendance à se révéler comme beaucoup plus constante, et à marquer une certaine indépendance vis-à-vis des saisons. Le taux de parasitisme des jeunes femelles, qui peut ne pas augmenter en cours d'année, oscille entre 6 et 26 p. 100 dans le biotope I et se maintient dans le second entre les valeurs limites de 8 et 34 p. 100.

Les « Encyrtides » présentent une tendance analogue à celle de l'espèce précédente, mais les taux limites de parasitisme entre lesquels leur action se manifeste, varient de 14 à 54 p. 100 dans le cas du biotope sec, et de 25 à 57 p. 100 dans le cas du second, frais et humide.

L'ensemble de ces résultats donne un premier aperçu de l'*efficacité parasitaire des divers hyménoptères : elle est d'une façon générale assez limitée au cours des quatre années considérées.* Ils confirment ensuite les remarques exprimées précédemment sur *A. chionaspidis* dont les grandes variations d'efficacité, en fonction du biotope

ou de l'année, laissent supposer une action prépondérante des facteurs climatiques, alors que *P. dimidiatus* et les Encyrtides manifestent vis-à-vis d'eux une plus grande indépendance.

Pour préciser ces premières observations, nous avons étudié successivement chaque type parasitaire au cours d'une végétation complète de la plante-hôte, soit dans le cas présent, du 31 juillet 1957 au 5 août 1958 et comparativement de la mi-juin à la mi-novembre 1958. Dans le premier cas, c'est pour connaître les variations du taux de parasitisme, et observer, dans le second, le passage des parasites à la population des Coccides qui s'établit en début d'été sur les nouveaux rameaux, afin d'apprécier l'action de ces hyménoptères en fin de saison.

Nous nous sommes attaché dans les deux biotopes durant la période considérée à dégager, les variations observées tout d'abord dans l'action de chaque parasite par rapport à l'ensemble des cochenilles-hôtes contaminant le rameau, puis vis-à-vis de cette même population répartie par niveau.

Cas d'Arrhenophagus chionaspidis Aur.

Variations de son importance numérique saisonnière.

Comme *A. chionaspidsi* pond indistinctement dans les premiers et deuxièmes stades larvaires d'*A. rosae*, le taux de parasitisme caractérisant l'importance numérique de ce microhyménoptère par rapport à son hôte, est calculée pour l'ensemble des jeunes stades fixés.

Dans le biotope I, la courbe représentative des variations de ce taux de parasitisme (fig. 32) présente les particularités suivantes. Elle comporte deux maxima, compris entre deux périodes où le taux de parasitisme par *A. chionaspidis* demeure faible ou inexistant. La première période, où l'importance numérique de ce parasite manifeste un certain intérêt, s'étale de la fin août à la fin décembre 1957, la seconde se trouve localisée durant le mois d'avril 1958. *L'augmentation du taux de parasitisme se produit donc à deux époques distinctes*, d'abord à l'automne, puis au printemps, saisons qui sont en général, dans la région considérée, les deux périodes humides de l'année.

Ces remarques, jointes aux résultats déjà obtenus dans des études antérieures sur l'action prédominante, soit des caractéristiques climatiques de l'automne (Vasseur et Bénassy 1953), sur l'importance numérique d'*Aphytis proclia* Wlk., soit des conditions microclimatiques locales sur la répartition de *Prospaltella berlesei* How. (Bénassy, 1957), nous ont conduit à envisager de même une corrélation possible entre les conditions climatiques (essentiellement l'humidité) et l'augmentation du taux de parasitisme par *A. chionaspidis*. Si une telle corrélation existe, elle doit se manifester par un taux de parasitisme plus élevé tout au long de l'année, dans le biotope II, localité comparativement plus humide que la précédente.

C'est ce que nous révèle l'étude parallèle des courbes caractéristiques de chaque biotope, à partir tout au moins du 25 octobre 1957. Depuis cette date, il apparaît donc que les conditions particulières réalisées dans la localité humide amènent *A. chionaspidis* à s'y manifester d'une façon plus abondante que dans l'autre.

Mais au cours de la période antérieure à cette date, l'hypothèse d'une action prépondérante des conditions climatiques devient en défaut, puisque le taux de parasitisme enregistré dans le biotope II demeure inférieur à ce qu'il est dans le premier.

Reste donc à envisager l'action possible d'un autre facteur susceptible, concurremment avec les données climatiques, de modifier comme le pense MILNE (1959) l'importance du parasitisme : c'est *la densité du stade hôte attaqué*. Nous l'avons représentée parallèlement aux variations du taux de parasitisme (fig. 32). Ces chiffres exprimant cette densité au cm² ont été obtenus à partir de la densité moyenne de la population, compte-tenu de l'importance relative de ces jeunes stades par rapport à l'ensemble des individus comptés lors de chaque prélèvement.

Durant toute la période considérée, qui s'étend du 31 juillet au 25 octobre 1957, la densité des jeunes stades fixés demeure très forte dans le biotope II. Son accroissement jusqu'au 24 septembre s'accompagne d'une variation parallèle, mais faible, du taux de parasitisme. Celui-ci diminue au cours de la période suivante, comme d'ailleurs la densité des stades-hôtes. Puis une forte augmentation du taux de parasitisme, non suivie par la densité, intervient dans la première décade de novembre. De cette époque jusqu'à la fin mars, du fait de l'hivernation de l'hôte qui conditionne, nous le verrons, celle du Chalcidien, le taux de parasitisme demeure stationnaire. En effet, les variations observées entre celui-ci et la densité, toujours parallèles, sont le fait de l'échantillonnage.

Ensuite, bien que reste fixe la densité de l'hôte en avril, le taux de parasitisme passe par un maximum le 21. Il diminue à la mi-mai pour suivre alors les variations de la densité de l'hôte jusqu'au début d'août.

De cette série d'observations, il ressort que le taux de parasitisme jusqu'à la fin de mars est lié à la densité de l'hôte ; une variation de celle-ci dans un sens ou dans l'autre se traduit corrélativement par une augmentation ou une baisse du taux de parasitisme. Comme celui-ci est plus fort dans le biotope II que dans le premier, ceci nous conduit à penser que la densité des stades-hôtes doit être plus forte dans la localité fraîche (Biotope II), que dans la localité sèche, à partir tout au moins du 25 octobre. Cependant, exception faite de l'observation du 3 décembre où la densité dans le biotope I atteint 67,7 individus au cm² par rapport aux 23,1 observés dans l'autre, l'importance des jeunes stades fixés du 25 octobre à la fin de décembre reste du même ordre dans les deux biotopes et demeure comparable dans les trois premiers mois de l'année 1958. Il s'ensuit que *la densité des jeunes stades fixés d'*A. rosae *n'est pas la cause déterminante des faits observés* qui seraient liés, dans ce cas, aux seules conditions favorables du milieu.

Ainsi, *selon les conditions microclimatiques réalisées dans chaque localité à l'automne*, les adultes d'*A. chionaspidis* à l'éclosion, en présence de leur hôte, s'assureraient une descendance plus ou moins importante numériquement.

Ici intervient un nouveau facteur, *le cycle évolutif du parasite*, qui sera étudié plus en détail ultérieurement. Dès maintenant cependant, on peut considérer qu'il entre en ligne de compte dans l'augmentation du taux de parasitisme constatée au mois d'avril 1958 dans les deux biotopes.

En effet, par suite de la reprise d'évolution de l'hôte-cochenille, à partir de la deuxième quinzaine de février, les œufs d'*A. chionaspidis* présents dans les premiers stades en diapause, et pas toujours décelables à la dissection, se gonflent, puis éclosent. La jeune larve en résultant n'échappe plus à l'observation directe, ce qui entraîne l'augmentation artificielle observée du taux de parasitisme. Ces deux maxima représentent le parasitisme réel des jeunes stades d'*A. rosae* fixés dans les deux biotopes au printemps ; ils doivent correspondre sensiblement aux chiffres notés à l'entrée de

l'hiver, puisqu'entre ces deux périodes aucune éclosion d'insecte n'a eu lieu. C'est ce que nous observons, dans les deux localités, en effet. Les chiffres y sont comparables avec respectivement à la mi-novembre, puis au 21 avril, 8,2 p. 100 et 11 p. 100, dans le biotope I et dans l'autre, 27,8 p. 100, le 13 novembre et 28,9, le 21 avril. Entre ces deux dates, les variations observées tiennent alors, partie à l'échantillonnage, et partie à la méthode adoptée.

De la mi-mai au 12 juin, le taux de parasitisme décroît dans la localité humide et ne dépasse pas 1 p. 100 dans l'autre. Passée cette date, il demeure négligeable dans les deux situations.

A cette époque de l'année, un certain pourcentage des larves néonates écloses contamine les jeunes rameaux apparus au printemps 1958 et le parasitisme par *A. chionaspidis* commence à s'y manifester aux dépens des premiers stades fixés.

Sur jeune bois, entre le 26 juin et la fin de décembre, nous pouvons distinguer dans l'évolution comparée du taux de parasitisme et de la densité des stades-hôtes, trois phases successives.

— Les observations des 26 juin, 21 juillet et 5 août jalonnent la première. Elle se caractérise par l'existence dans les deux biotopes de densités-hôtes comparables. Elles évoluent parallèlement, restent fixes entre les deux premières observations, puis augmentent entre le 21 juillet et le 5 août.

Par contre, entre les dates extrêmes, le taux de parasitisme reste nul dans le biotope I et augmente fortement dans le biotope II pour atteindre 22,1 p. 100, le 21 juillet. Ce fait très particulier ne peut s'expliquer que par une destruction complète, due aux conditions microclimatiques de la localité, soit des adultes d'*A. chionaspidis* dès l'éclosion, soit de leurs stades post-embryonnaires, puisque normalement l'hôte favorable à la ponte se trouve représenté à cette période sur les rameaux de framboisiers. Nous avons vu que l'une des caractéristiques qui traduit les différences écologiques existant entre les deux biotopes est, dans cette localité, le dessèchement rapide du végétal-hôte en juillet. L'étude ultérieure du cycle de l'insecte, parallèlement à ce dernier phénomène, nous permettra d'estimer dans quelle mesure il est responsable de l'élimination enregistrée d'*A. chionaspidis*.

— La deuxième phase de cette période estivale s'étend du début d'août à la fin de septembre. Nous y enregistrons, pour une densité-hôte voisine dans les deux cas, une augmentation progressive du taux de parasitisme dans la localité fraîche : 25,5 p. 100 le 16 septembre, 28,4 p. 100 le 26 du même mois et, dans la localité sèche, l'accroissement brusque de ce taux entre le 20 août (4 p. 100) et le 16 septembre (22,1 p. 100). Il semble cependant que ce dernier chiffre soit le fait du hasard et ne doive pas être retenu. Dès l'observation suivante et, jusqu'à la mi-novembre en effet, le taux de parasitisme de cette localité demeure voisin de 4 p. 100, valeur atteinte fin août. Au cours de cette période, il y a dans le biotope II augmentation progressive de l'efficacité parasitaire d'*A. chionaspidis*, tandis que dans l'autre, durant le même temps, le parasite d'abord s'installe, puis manifeste un début d'action.

— Ces deux tendances se précisent dans la troisième phase, qui s'étend de la fin septembre au 31 décembre. Dans le biotope II, le taux de parasitisme et la densité des jeunes stades fixés augmentent parallèlement ; ils atteignent le 22 octobre, 61,5 p. 100 d'individus parasités dans une population comptant en moyenne 70,5 individus au cm². Dans le biotope I, l'accroissement de la densité de l'hôte n'est pas suivi par une variation parallèle du taux de parasitisme qui reste stationnaire ce qui prouve

par là même, de la part d'*A. chionaspidis*, une certaine augmentation en nombre.

Tout se passe donc de nouveau, durant ce deuxième semestre de l'année, comme si des deux facteurs susceptibles de modifier l'importance numérique de l'insecte, *densité de l'hôte et conditions climatiques*, celles-ci jouent le rôle prépondérant.

Si elles sont favorables, elles permettent l'augmentation régulière du taux de parasitisme, parallèle à celle de la densité des stades-hôtes attaqués.

Si elles sont néfastes à l'insecte, sans l'éliminer complètement, elles imposent à sa multiplication un certain retard, par rapport à l'accroissement en nombre des hôtes, difficile à combler avant la période de repos hivernal.

De l'évolution de deux insectes en présence, nous connaissons déjà celle de l'hôte-cochenille, sous l'action des conditions climatiques saisonnières et locales. Il nous reste donc, pour la compréhension des faits observés, à déterminer les mécanismes d'accroissement numérique du parasite, par l'étude de son cycle évolutif et de ses variations.

Cycle évolutif.

Les résultats obtenus en éclosoirs nous ont permis de caractériser déjà sommairement le cycle de l'insecte par l'observation d'une sortie printanière en mai, suivie d'une éclosion continue d'adultes s'étendant sur la deuxième moitié de l'été et partie de l'automne.

Les comptages réguliers réalisés chaque année depuis 1956 sur les populations des deux localités, ceux effectués comparativement entre la mi-juin et la mi-août sur les cochenilles fixées sur le bois de deux années successives, et des élevages isolés, destinés à compléter l'observation directe, nous ont amené à connaître l'évolution annuelle d'*A. chionaspidis*.

Ses caractéristiques. — L'espèce hiverne en tant que jeune larve juste éclose dans son hôte, bien que des œufs s'observent également et s'y retrouvent jusqu'à la fin mars. Passée cette période, plus ou moins rapidement selon les années, les dissections et observations ultérieures laissent apparaître des vieilles larves courant avril, puis des nymphes le mois suivant. L'éclosion des adultes débute dans la première décade de juin et se prolonge sur quinze jours à trois semaines environ, période durant laquelle les individus d'*A. rosae* fixés sur framboisier, sont des jeunes stades.

Cette sortie printanière d'*A. chionaspidis* correspond aux premiers résultats des éclosoirs où, dans le biotope II, par exemple, les parasites se sont manifestés entre le 24 mai et le 7 juin 1957, du 9 mai au 13 juin, en 1958.

Complétant cette première éclosion, une nouvelle sortie d'adultes d'*A. chionaspidis* se situe au cours de la deuxième moitié du mois de juillet. Nous en avons précisé l'existence indirectement par les observations suivantes : présence et importance croissante des jeunes larves du parasite, par rapport à l'ensemble des stades post-embryonnaires des Chalcidiens. Ces jeunes larves constituent, en effet, le 5 août 1958, 96,7 p. 100 des individus parasités, dénombrés dans le biotope II et 66,6 p. 100 de ceux observés dans l'autre localité, par exemple. A cette observation s'ajoute celle du 21 juillet 1958, où nous avons noté des trous de sortie épars sur les deuxièmes stades larvaires des deux sexes fixés sur le bois du printemps 1958. Dans ce cas particulier, ces trous sont bien la manifestation d'une éclosion récente, celle des adultes

issus des pontes de la génération printanière de mai, car la cochenille-hôte n'a commencé à s'établir sur les jeunes pousses qu'à la même période.

Cependant, la méthode des éclosoirs n'a fourni aucune trace apparente de cette sortie durant les quatre années successives d'observations. Il est possible que l'échantillonnage n'ait porté que sur des populations au stade larvaire, bientôt détruites, par suite de la dessication rapide des rameaux due aux conditions de conservation, ou que la population parasite, bien que constituée, à une date donnée, de stades plus avancés, ait été si limitée numériquement, qu'elle n'ait pu se manifester dans un échantillon de volume restreint.

Dans le même temps, les élevages conduits sur framboisier au laboratoire dans des conditions voisines de celles de l'extérieur, et sur des hôtes-cochenilles parvenus au même stade d'évolution, nous ont permis de constater un développement normal d'*A. chionaspidis* qui demande de 28 à 30 jours pour s'accomplir à la température de 25 à 27°C.

Aussi doit-on envisager que le mois de juillet constitue pour l'espèce une période critique durant laquelle elle existe certes, mais en nombre si limité qu'elle devient difficilement décelable.

Après cette période, nous observons à l'extérieur, comme en éclosoirs, deux nouvelles sorties d'*A. chionaspidis*. La première se situe entre le 15 août et la fin du mois ; l'autre débute plus ou moins tôt selon les années, du 15 septembre au 10 octobre, bien que des adultes se manifestent en éclosoirs, d'une manière échelonnée, de la mi-août jusqu'au début de novembre.

Dans le premier cas, les adultes issus de la deuxième génération annuelle développée de la fin juillet à la mi-août, dans les premiers stades larvaires, puis les deuxièmes d'*A. rosae*, pondent dans des stades-hôtes identiques. En effet, par suite de l'échelonnement constaté dans le développement de la Cochenille, nous retrouvons encore à cette période des jeunes stades fixés dont la majorité des premiers pourtant est déjà entrée en diapause.

Mais nous avons vu (Bénassy, 1958 *a*), que de tels hôtes inhibent toute évolution de la part des parasites qu'ils hébergent. Seuls s'assurent donc une descendance, les œufs déposés dans les deuxièmes stades d'*A. rosae*. Une quatrième éclosion du Chalcidien en résulte ; elle est numériquement la plus importante et le début de la génération hivernante, la quatrième annuelle. A ce moment, la ponte s'effectue dans les deuxièmes stades encore présents et surtout dans les premiers stades hivernants.

Le phénomène de la diapause observé chez l'hôte, qui atteint la totalité des premiers stades de la troisième génération, partie de ceux de la deuxième et, selon les années, déjà une fraction de ceux de la première, nous explique l'importance numérique toujours croissante des jeunes larves d'*A. chionaspidis* dans les observations réalisées dès le mois d'août. A partir de cette date, en effet, les seules jeunes larves représentent plus de 70 p. 100 des individus dénombrés dans la population du parasite ; elles constituent dès novembre, l'ensemble des stades hivernants.

De l'étude successive des quatre générations d'*A. chionaspidis* qui évoluent en cours d'année, nous apparaissent deux particularités principales.

— *L'influence de la diapause de l'hôte* qui maintient au stade jeune larve une partie d'importance variable de la population du parasite, ceci plus ou moins tôt en saison, selon les années.

— *L'existence toutes les années, fin juillet, d'une période critique pour l'espèce* A. chionaspidis, *au cours de laquelle elle tend à disparaître.*

Ses modifications, leur place vis-à-vis du cycle végétatif de la plante. — Tous les ans, l'époque critique pour l'espèce *A. chionaspidis* coïncide avec la phase ultime du dessèchement des rameaux de l'année précédente et, la possibilité, selon les années, d'un début de diapause chez l'hôte. Nous avons recherché si le jeu combiné de ces deux particularités n'est pas la cause de la présence limitée d'*A. chionaspidis.*

Le dessèchement du végétal détruisant tous les stades-hôtes, ne pourraient subsister d'abord que les individus parasites qui évoluent dans les hôtes fixés sur jeune bois, mais nous avons vu, à cette époque, le caractère faible et dispersé de la contamination. Sur vieux bois, ne seraient capables à leur tour d'éclore ultérieurement, que les parasites ayant atteint le stade nymphal. C'est dans la proportion d'individus susceptibles de parvenir à ce stade qu'intervient la diapause de l'hôte qui frappe, selon les années, une fraction de la population de cochenilles, variable suivant les localités d'observations.

Dans ces conditions, *le stock d'insectes subsistants,* capables d'assurer par leur accroissement ultérieur l'efficacité de l'espèce, est constitué par des individus se développant parallèlement dans deux populations hôtes :

— la première, très faible numériquement sur jeune bois ;

— la deuxième plus abondante, mais appelée à disparaître rapidement du fait de sa localisation sur vieux bois.

C'est donc *l'existence et l'importance numérique initiale de ce stock qui oriente le sens de l'évolution du parasitisme par* A. chionaspidis, dont nous avons rapporté déjà l'aspect particulier, en 1957, puis l'année suivante à la même saison.

Nous avons vu également que le dessèchement du vieux bois s'intercale dans le temps entre l'éclosion de larves mobiles d'*A. rosae,* débuts successifs de la première et de la deuxième génération annuelle.

En 1957, le dessèchement du végétal-hôte, déjà sensible au commencement de juillet pour la partie supérieure de la contamination dans le biotope I, gagne ultérieurement les autres niveaux, dans les deux localités, pour devenir total dès la troisième décade.

Dans les populations de cochenilles, des premiers stades en diapause se manifestent parmi les individus de la première génération, dès la fin juin.

La même année, le cycle d'*A. chionaspidis* s'établit comme suit : apparition des adultes issus des jeunes larves hivernantes, sur une quinzaine de jours environ, à partir du 10 juin. Une nouvelle éclosion de parasites se manifeste dans la deuxième quinzaine de juillet, mais uniquement sur jeune bois, où nous relevons le 19 juillet un très grand nombre de trous de sortie sur les deuxièmes stades d'*A. rosae,* fixés sur les rameaux apparus au printemps.

Le stock d'*A. chionaspidis* permettant à l'espèce de subsister à cette date est donc constitué par les seuls individus qui ont évolué dans les populations-hôtes fixées sur jeune bois, puisque dans les deux biotopes le dessèchement des framboisiers a éliminé l'ensemble de tous les individus vivants. Or, la diapause de l'hôte par l'arrêt de développement qu'elle impose aux jeunes larves d'*A. chionaspidis,* supprime encore dans une population de densité déjà très réduite sur jeune bois, un certain pourcentage des parasites appelés à éclore normalement.

Pour en avoir une idée, nous avons calculé, compte-tenu de la densité moyenne

de la population relevée le 15 juillet, de l'importance des premiers stades en diapause notée le 19 juillet dans les deux biotopes et du taux de parasitisme, le nombre moyen d'adultes d'*A. chionaspidis* susceptibles d'éclore fin juillet. Les chiffres relatifs au nombre d'hôtes et à celui des parasites sont calculés pour une population de Coccides contaminant une surface totale de 100 cm², à cause des densités très faibles observées (tableau 15).

Nous avons également porté sur le même tableau, les chiffres homologues des précédents, calculés pour 1958 à la date du 26 juin sur jeune et vieux bois, année où la diapause de l'hôte n'intervient qu'à partir d'août. Tous les stades post-embryonnaires d'*A. chionaspidis* présents à cette date doivent donc évoluer pour donner des adultes ultérieurement, si aucun événement extérieur ne vient entraver leur développement.

Les deux années nous remarquons le nombre très limité d'individus susceptibles d'assurer par leur descendance la deuxième génération annuelle d'*A. chionaspidis*. Il est, en 1957, sur jeune bois, de 0,67 individu pour des hôtes répartis sur 100 cm² dans le biotope I et, dans le second, de 7,7 individus dans les mêmes conditions. Il atteindrait sans la diapause de l'hôte, respectivement 0,97 et 12,3 dans les deux localités d'observations.

L'année suivante, le 26 juin, alors que l'importance des Cochenilles vivantes est déjà réduite à tous les niveaux du vieux bois dans le biotope I, le chiffre moyen des stades post-embryonnaires d'*A. chionaspidis* présents est de 9,7 ; il se limite par contre à 1,3 dans le biotope II, où aucun symptôme de dessèchement du végétal n'a encore eu lieu à cette date. Parallèlement sur jeune bois, *A. chionaspidis* n'est pas encore décelable dans la localité sèche, mais il existe dans l'autre, où le chiffre moyen des stades post-embryonnaires du Chalcidien atteint 2,2 pour des hôtes fixés sur une surface de 100 cm².

Comme le cycle évolutif d'*A. chionaspidis* en 1958 s'est traduit par une éclosion échelonnée d'adultes à partir du 15 juin, tous les individus observés le 26, sont des jeunes larves du parasite retrouvées à la dissection dans les premiers et deuxièmes stades larvaires de la Cochenille. C'est alors que les conditions microclimatiques particulières de chaque biotope ont leur répercussion sur le devenir des jeunes larves observées, par l'intermédiaire du végétal-hôte.

Dans le biotope I, l'ensemble des rameaux de l'année précédente (vieux bois) est pratiquement desséché avant le 21 juillet, date à laquelle nous avons constaté le début d'éclosion des adultes de la deuxième génération, ce qui entraîne l'élimination complète de toute la descendance possible d'*A. chionaspidis*.

Par contre, dans la localité humide et fraîche, le retard constaté dans ce dessèchement, qui ne commence à devenir tangible qu'à partir du 5 août, a pour résultat de sauvegarder la population parasite existante, et de lui permettre d'évoluer en totalité, ou tout au moins pour une fraction très importante, vers une éclosion normale.

Dans le même temps, sur jeune bois, le développement régulier se poursuit ; il conduit à l'éclosion parallèle des adultes d'*A. chionaspidis* dans les deux biotopes au cours de la deuxième quinzaine de juillet.

Les observations de ces deux années successives, sur le devenir des individus d'*A. chionaspidis* visibles en juillet dans les deux localités, nous amènent aux conclusions suivantes :

— En 1957, est donc seule assurée d'une éclosion, indistinctement dans les deux

TABLEAU 15

Estimation pour les années 1957 *et* 1958 *de la descendance possible d'*A. chionaspidis *dans les deux localités d'observations au début de l'été, sur les deux types de bois.*

			Densité moyenne	Taux de parasitisme en p. 100	Cochenilles. Nombre d'individus pour 100 cm²			Parasites. Nombre d'individus pour 100 cm²			
					2e Stade	1er Stade	1er Stade en diapause	Sur 2e stade	Sur 1er stade	Sur 1er stade en diapause	Total
1957 15 Juillet	Jeune bois	B I	2,5	0,6	12,5	100,25	53,5	0,07	0,60	0,3	0,67
		B II	9,0	2,9	72,9	194,50	159,1	2,10	5,60	4,6	7,70
1958 26 Juin	Vieux bois	B I	8,3	2,0	160,2	327,00		3,20	6,50		9,70
		B II	6,0	0,4	99,0	231,00		0,40	0,90		1,30
1958 26 Juin	Jeune bois	B I	5,3	0,0	229,4	151,60		0,00	0,00		0,00
		B II	2,1	1,3	91,7	78,90		1,20	1,00		2,20

biotopes, la fraction de population de parasites qui évolue dans des hôtes en cours de développement, fixés sur jeune bois.

— En 1958, par contre, à la descendance totale du parasite assurée par les cochenilles localisées sur jeune bois, vient s'ajouter dans le biotope II seulement, par suite du dessèchement tardif du végétal, celle du Chalcidien qui évolue dans les jeunes stades d'*A. rosae* répartis sur le vieux bois (fig. 33).

La ponte de ces adultes, observée dans tous les cas s'ils rencontrent un hôte favorable, constitue donc le point de départ de tout accroissement numérique ultérieur.

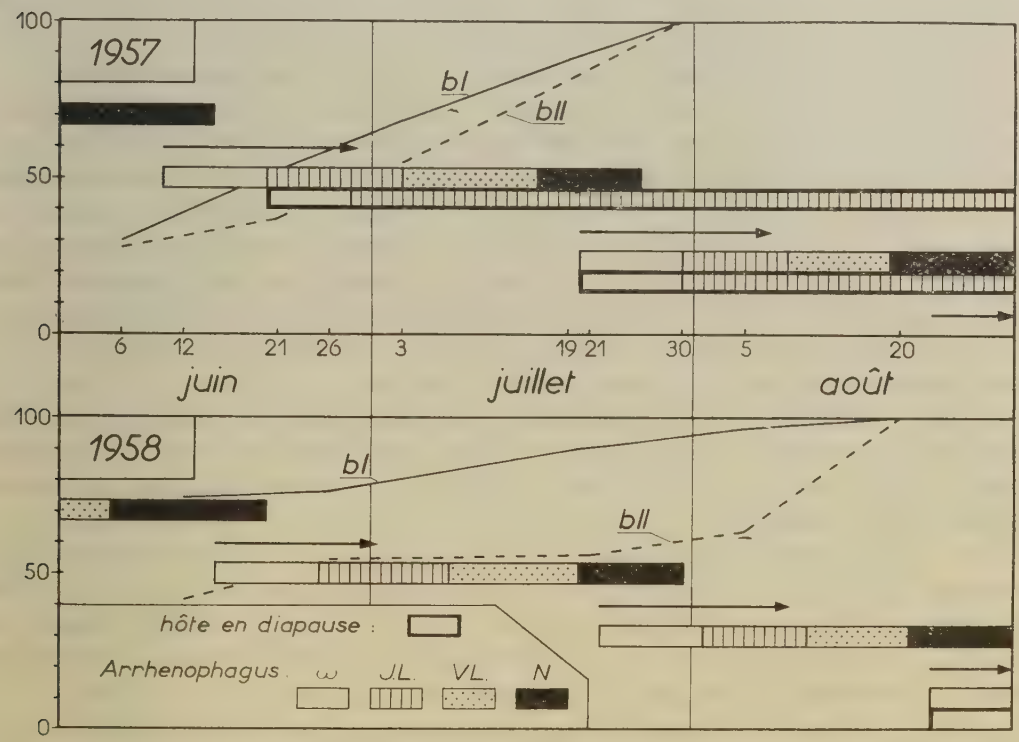

FIG. 33. — *Évolution schématique d'*A. chionaspidis *au début de l'été :*
— en 1957, année où se manifestent précocement la diapause chez l'hôte et le dessèchement du framboisier, dans les deux biotopes ;
— en 1958, année caractérisée par l'apparition tardive de la diapause de l'hôte et du dessèchement dans le biotope II.
Le dessèchement se traduit par l'augmentation du nombre d'individus morts. Il est exprimé en p. 166 et représenté, en traits pleins dans le biotope I, en tiretés dans le biotope II.

Pour une génération donnée, celui-ci est le résultat combiné de l'action de deux facteurs indépendants l'un de l'autre :

— *l'importance numérique de la ponte initiale,* d'autant plus forte que le nombre de parasites éclos est plus grand ;

— *le développement satisfaisant de tous les œufs déposés,* dont l'évolution reste conditionnée par celle du stade de l'hôte.

Nous avons donc recherché maintenant, dans l'essai d'interprétation des variations observées, dans quelle mesure l'action successive des deux facteurs au cours des trois générations estivales d'*A. chionaspidis* était responsable des modifications constatées dans l'efficacité du parasitisme.

Interprétation générale : efficacité parasitaire dans le temps, dans l'espace.

A l'éclosion des adultes de la deuxième génération d'*A. chionaspidis* en juillet, l'hôte visible est représenté en 1957 par une majorité de premiers stades en diapause des deux premières générations d'*A. rosae*.

Malgré la différence initiale dans le nombre des parasites éclos entre les deux biotopes, nous n'observons pas dès le début d'août un accroissement numérique notable de la population d'*A. chionaspidis* de l'une des deux localités. En effet, entre le 31 juillet et le 12 août, alors que la densité de l'hôte augmente de 1,6 à 4,3 individus au cm², dans la première et passe de 4,3 à 14,8 cochenilles dans la deuxième, les taux de parasitisme respectifs, ou se maintiennent (de 0,6 à 0,7 dans le biotope I), ou baissent (de 2,9 à 0,6 dans le biotope II) (fig. 32).

La génération apparaissant fin août permet une légère augmentation de l'efficacité parasitaire du Chalcidien, constatée le 24 septembre dans les deux biotopes [taux de parasitisme : 8,4 p. 100 pour B I (densité : 4,0 au cm²) et 6,2 pour B II (densité 39,6 au cm²)], bien que la diapause de l'hôte, frappant de 60 à 80 p. 100 des premiers stades selon les localités durant tout l'été, freine l'accroissement normal de la population du parasite. Il faut attendre l'automne pour qu'une nouvelle éclosion d'adultes d'*A. chionaspidis*, point de départ de la génération hivernante permette, les conditions microclimatiques aidant, une augmentation du taux de parasitisme des populations d'*A. rosae*, mais néanmoins différente — elle est plus faible dans la première (B I), que dans la seconde (B II) — entre les deux localités.

L'année suivante par contre, le jeu combiné de l'absence de diapause chez l'hôte avant la mi-août et de dessèchement du végétal antérieurement à la date de sortie d'*A. chionaspidis*, permet à tous les adultes de l'hyménoptère d'éclore normalement dans le biotope II.

Ils y rencontrent comme hôtes, des jeunes stades retardataires de la première génération d'*A. rosae* tout d'abord, puis, à partir de la fin juillet, le début des premiers stades fixés de la deuxième génération de la Cochenille qui évoluent, muent en deuxièmes stades et assurent ainsi le développement de la génération du parasite avant la manifestation des premiers symptômes de la diapause chez *A. rosae*.

Cette éclosion d'*A. chionaspidis*, qui débute dans la deuxième quinzaine de juillet, avant l'augmentation de la densité de l'hôte, corrélative de l'apparition de la deuxième génération annuelle, se traduit par l'accroissement brusque du taux de parasitisme constaté entre le 26 juin (1,3 p. 100) et le 21 juillet (22, 1p. 100), alors que la densité de l'hôte ne varie pas entre les deux observations. Celle-ci s'accroît cependant dès la fin juillet et le taux de parasitisme avoisine la valeur atteinte à cette date, jusqu'au 20 août (23 p. 100). Ceci nous amène à conclure que pendant le même temps, il y a eu augmentation numérique de la population parasite.

A l'automne, l'augmentation du taux de parasitisme qui atteint 61,5 p. 100 le 22 octobre, est parallèle à l'accroissement de densité de la population de cochenilles.

En début d'été, si la densité de l'hôte possède la même évolution sur les deux types de bois, l'importance du parasitisme diffère au contraire. Elle s'amenuise et tend à s'annuler sur vieux bois. Le taux de parasitisme s'abaisse de 35 p. 100 le 21 juillet (densité-hôte : 3,7 cochenilles au cm²), à 1 p. 100 le 5 août avec l'accroissement de la densité des cochenilles fixées (11,8 au cm²). Il semble donc que les parasites adultes migrent dès l'éclosion vers les populations fixées sur jeune bois.

Dans l'autre localité (B I), au cours de la même période, nous avons vu qu'*A.*

chionaspidis éliminé avant l'achèvement complet de son développement sur vieux bois, est pratiquement inexistant sur les rameaux de l'année. Il ne s'observe de nouveau dans la population de cochenilles-hôtes que le 20 août, où son importance relative, due aux premières éclosions d'adultes datant seulement de la mi-août, atteint 4 p. 100. C'est alors qu'intervient la diapause de l'hôte comme facteur limitant l'accroissement numérique de la population parasite. Si l'on excepte en effet les chiffres des observations des 16 septembre et 9 décembre, dûs vraisemblablement à des échantillons très particuliers, le taux de parasitisme ne varie plus ; il oscille jusqu'au début de mars 1959, entre 3,4 et 3,8 p. 100. Ceci traduit cependant avant l'hiver une légère augmentation numérique d'*A. chionaspidis*, puisque, durant l'automne, la densité de l'hôte s'est accrue faiblement.

En résumé, au cours du deuxième semestre de l'année, l'espèce *A. chionaspidis* a fait preuve avant l'hiver :

— *d'une efficacité satisfaisante dans le biotope II en* 1958, du fait de l'accroissement numérique constant se manifestant dès le début de la période considérée ;

— *d'une efficacité limitée et variable selon le biotope en* 1957, par suite d'une augmentation en nombre, reportée très tard en saison ;

— *d'une efficacité nulle en* 1958 *dans le biotope I*, en relation avec l'absence de toute multiplication sensible du parasite, avant l'arrêt de développement hivernal.

Il apparaît donc que *la clef de l'efficacité parasitaire de l'espèce réside*, pour les cas observés, *dans l'existence de la deuxième génération annuelle d'*A. chionaspidis *et le développement satisfaisant de tous ses représentants* qui évoluent de la mi-juillet à la mi-août environ.

Mais l'existence de cette deuxième génération annuelle, reste subordonnée à l'éclosion des adultes, issus de la ponte printanière, qui parasitent des hôtes fixés en quantité très réduite sur jeune bois et, en nombre plus important, sur vieux bois. C'est alors que le *facteur « végétal »* intervient.

*Son dessèchement précoce détruisant toute la population du parasite présente, supprime l'existence de la deuxième génération annuelle d'*A. chionaspidis.

C'est le cas du biotope I en 1958, où l'espèce figurerait néanmoins à l'état de traces non décelables à l'observation sur jeune bois.

C'est également le fait des deux biotopes en 1957. Il reste pourtant les parasites qui ont évolué sur jeune bois. A leur éclosion normale succède le développement d'une partie réduite de leur descendance, par suite de la manifestation d'un autre facteur limitant l'efficacité du parasite : la diapause de l'hôte.

Mais en 1958, dans le biotope II, l'apparition tardive combinée du dessèchement du végétal et de la diapause de l'hôte, assure une éclosion normale et un développement satisfaisant à toute la descendance, permettant ainsi à *A. chionaspidis* de manifester son efficacité maxima.

Ces variations de l'efficacité parasitaire, représentées par celles du taux de parasitisme sont le reflet, compte tenu de la densité de l'hôte, de la répartition des œufs ou des adultes qui les pondent.

Nous venons donc d'étudier l'allure globale de cette répartition dans le temps, en fonction des facteurs qui la conditionnent.

Par l'utilisation de la même méthode : comparaison du taux de parasitisme des populations d'*A. rosae* de chaque niveau, dans les deux biotopes, nous pouvons connaître maintenant la dispersion de proche en proche, à l'échelle du rameau, de son parasite.

Les quatre cas obtenus sont rapportés figure 34 et dans les tableaux 16 et 17. Ils nous permettent les remarques suivantes :

— *A. chionaspidis* se manifeste à tous les niveaux du rameau, depuis le 26 juin 1958 dans le biotope II, cas où l'efficacité est jugée satisfaisante (fig. 34) ;

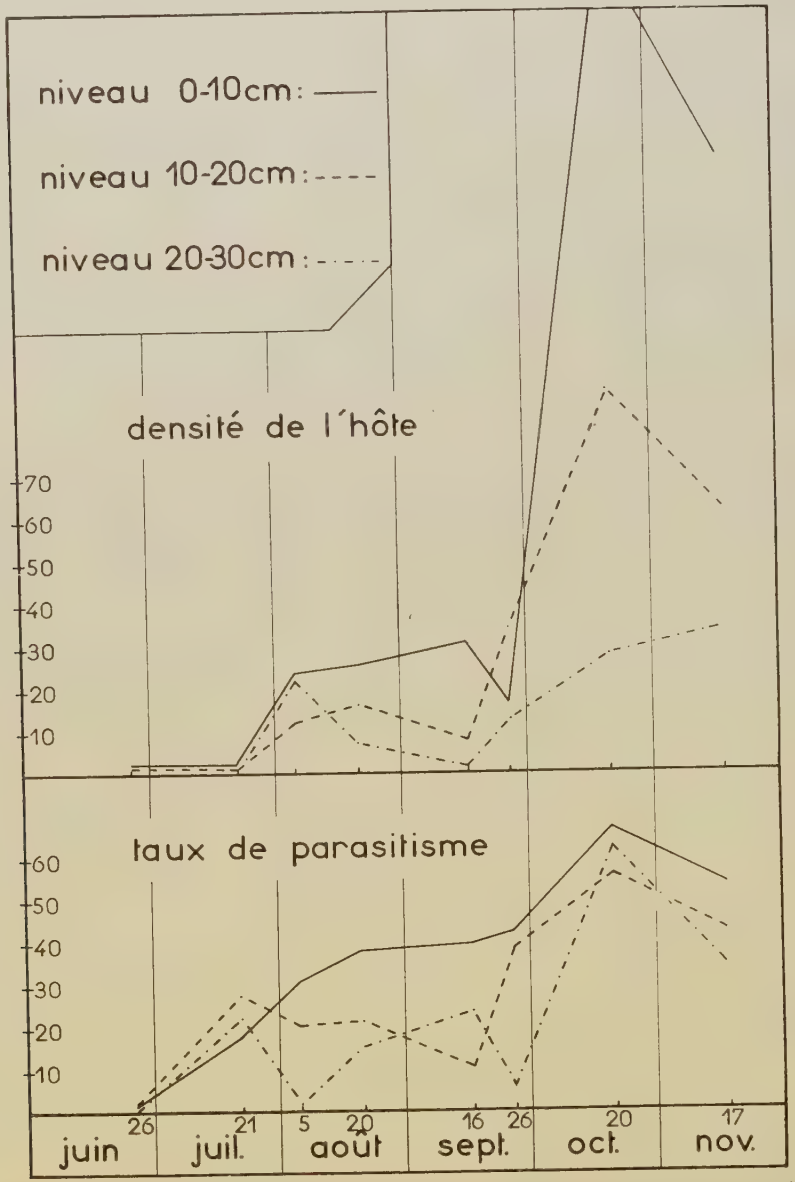

FIG. 34. — *Évolution comparée du taux de parasitisme par* A. chionaspidis (*exprimé en p. 100*) *et de la densité de l'hôte* (*représentée par le nombre d'individus au cm²*), *des populations d'*A. rosae *fixées en 1958, dans le biotope II, aux différents niveaux des rameaux.*

— Il s'établit à la fin de juillet 1957 dans le biotope II sur les populations des deux niveaux inférieurs, mais n'apparaît pas par la suite sur celles du niveau supérieur ;

— L'hyménoptère révèle sa présence en 1958 dans le biotope I, au début d'août pour le niveau I, (0-10 cm), puis il gagne le niveau moyen (10-20 cm) avant la mi-

septembre et subsiste à l'état de traces à partir de la fin du même mois dans le niveau supérieur (20-30 cm) ;

— Le Chalcidien limite son action aux seuls hôtes du niveau inférieur dans le cas du biotope I, durant tout le deuxième semestre 1957.

Dans tous les cas, *A. chionaspidis* existe donc dans le niveau le plus bas. Mais il peut se disperser dès son apparition, soit aux deux niveaux inférieurs, soit aux trois successifs du rameau, ou gagner en fin de saison progressivement l'ensemble du végétal.

TABLEAU 16

Evolution du taux de parasitisme par A. chionaspidis *et de la densité des jeunes stades fixés d'*A. rosae, *en fonction du niveau, en* 1958, *dans le biotope I.*

B I-1958		26/VI	21/VII	5/VIII	20/VIII	16/IX	26/IX	20/X	17/XI	9/XII
Niveau 3...	d			5,0	1,9	1,3	5,2	11,9	2,8	8,4
	t			0,0	0,0	0,0	**0,5**	1,1	0,0	2,4
Niveau 2...	d			33,9	18,2	4,1	8,2	20,3	8,1	49,8
	t			0,0	0,0	**3,5**	2,3	1,4	0,3	12,5
Niveau 1...	d	3,8	3,3	34,0	21,0	5,4	34,9	65,0	52,6	53,9
	t	0,0	0,0	**0,6**	9,5	42,5	19,7	8,4	7,0	42,5

d = Nombre d'individus au cm²
t = Taux de parasitisme exprimé en p. 100
Nous avons souligné le taux de parasitisme correspondant à l'apparition d'*A. chionaspidis* pour chaque niveau.

TABLEAU 17

Evolution du taux de parasitisme par A. chionaspidis
*et de la densité des jeunes stades fixés d'*A. rosae, *en fonction du niveau, en* 1957.

			30/VII	12/VIII	24/IX	10/X	25/X	13/XI	3/XII	17/XII
B II	3	d	0,9	0,4	0,5	1,8	1,1	19,2	63,6	6,9
		t	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	2	d	1,7	7,0	3,0	14,1	7,8	22,9	60,8	16,2
		t	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**22,5**
	1	d	1,6	5,7	11,4	30,6	8,5	67,7	79,2	45,5
		t	**1,0**	2,7	13,4	7,0	0,3	14,3	4,6	2,5
B I	3	d		8,7	41,2	4,8	10,8	6,7	10,4	33,8
		t		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	2	d	5,2	9,1	30,5	34,6	9,2	19,5	34,4	14,8
		t	**1,3**	0,4	14,7	3,7	10,6	45,2	27,0	3,7
	1	d	3,1	27,2	43,7	43,0	37,8	109,3	267,3	73,5
		t	**5,4**	0,9	5,4	2,2	3,3	47,2	11,1	29,2

d = nombre d'individus au cm².
t = taux de parasitisme en p. 100.
Nous avons souligné le taux de parasitisme correspondant à l'apparition d'*A. chionaspidis* pour chaque niveau.

Mais la contamination de celui-ci, par les cochenilles, garnit l'ensemble des rameaux (où la densité des fixations décroît en général à mesure que l'on gagne depuis le bas, le sommet du végétal). L'inexistence du Chalcidien à l'un des niveaux, ne peut pas être attribuée à l'absence d'un hôte favorable à la ponte mais plutôt à la difficulté rencontrée par le parasite, soit à gagner, soit à subsister à ce niveau.

Dans le premier cas, la multiplication de l'hyménoptère dans le niveau inférieur ne serait pas suffisante, vis-à-vis de celle de l'hôte, pour atteindre le seuil numérique lui permettant de « déborder » sur le niveau voisin.

Dans le second, les conditions microclimatiques seraient défavorables à la ponte ou à la longévité des adultes. Nous avons vu en effet qu'à cette période de l'année, la mortalité naturelle des premiers stades fixés est réduite ; aussi ne peut-on la rendre responsable de l'absence d'*A. chionaspidis*, par suite de la destruction de ses jeunes stades.

Connaissant la répercussion de l'action combinée du dessèchement du végétal et de la diapause de l'hôte sur le nombre d'insectes, parfois très réduit, appelés selon les années, à se multiplier dès la fin juin, il semble que l'interprétation des différences observées doit être recherchée dans l'association des deux phénomènes cités.

Dans le biotope I, les conditions écologiques réalisées jusqu'au début d'août 195[illegible] limitent la multiplication de l'insecte : il ne se manifeste qu'à cette date dans le niveau inférieur, puis, en fin de saison, successivement aux deux autres. Tandis qu'en 1957, l'influence conjuguée de conditions défavorables (dessèchement du végétal et diapause de l'hôte) restreint la multiplication numérique du parasite et d'une façon plus sensible dans le biotope I que dans l'autre. Dès la fin juillet, le parasite limite donc son action au niveau le plus bas dans la première localité et se cantonne, dans l'autre, aux deux niveaux inférieurs de la contamination.

Dans le biotope II, l'année suivante, des données climatiques favorables au développement du parasite, jointes à la faible densité de l'hôte figurant sur le jeune bois, permettent aux adultes d'*A. chionaspidis* à l'éclosion de s'installer sur tout le végétal ; le taux de parasitisme augmente. Il est le plus faible au niveau inférieur le 21 juillet, où comparativement la densité de l'hôte est la plus forte. A partir cependant du début d'août, date qui coïncide avec l'accroissement de densité de la population de Coccides (par suite de l'éclosion des jeunes néonates de la deuxième génération d'*A. rosae*), le taux de parasitisme varie sensiblement dans le même sens.

Au niveau moyen, il suit fidèlement les variations enregistrées dans la densité de l'hôte fixé à ce niveau. Par contre, l'importance relative du parasite dans la zone inférieure de la contamination, après avoir reproduit exactement les variations de la densité de l'hôte jusqu'à la fin de septembre, suit par la suite ces mêmes variations en les amortissant fortement.

Dans des conditions de milieu favorables au développement du Chalcidien, le taux de parasitisme atteint par l'hyménoptère augmenterait donc, selon la densité de l'hôte proposé, entre certaines limites de celle-ci.

Au-dessus du seuil inférieur, pour de faibles densités, le taux de parasitisme est inversement proportionnel à elles, pour des moyennes, il leur devient proportionnel et pour des fortes, cette proportionalité existante, s'estompe.

L'augmentation de l'importance relative du parasite, corrélative d'une diminution de la densité de l'hôte, est notée au sommet des rameaux.

Ce fait est à rapprocher de ce que l'on observe dans la même localité l'année

précédente, où la multiplication initiale du parasite s'est vue entravée en partie par le milieu. Durant le deuxième semestre de l'année, alors que la densité de l'hôte décroît à mesure que l'on gagne, depuis le niveau du sol, le sommet des rameaux, la courbe représentative du taux de parasitisme du niveau moyen se maintient au-dessus de celle du niveau inférieur.

L'évolution du taux de parasitisme propre au sommet des rameaux en 1958, possède donc les mêmes caractéristiques que celle relative aux deux niveaux inférieurs des contaminations en 1957. Dans les deux cas, le milieu contrecarrant la multiplication satisfaisante du parasite par rapport à celle de son hôte maintiendrait la population d'*A. chionaspidis* à un niveau constant, où une augmentation du nombre d'hôtes entraînerait une diminution immédiate du taux de parasitisme et inversement.

Le climat, par l'ensemble groupé de ses différentes actions reconnues sur le parasite, l'hôte-cochenille ou le végétal, *joue donc le rôle de facteur limitant l'établissement, puis la progression d'*A. chionaspidis. *Si les conditions deviennent favorables, l'importance numérique du parasite augmente rapidement. C'est alors que le facteur densité de l'hôte intervient* pour l'installation du Chalcidien, puis son développement à tous les niveaux des rameaux.

Cas des autres parasites.

Dans les deux autres types parasitaires, le fait de pondre, pour les adultes des diverses espèces, dans des hôtes en cours d'évolution, élimine le facteur « diapause de l'hôte », élément majeur des variations observées dans le cas d'*A. chionaspidis*.

L'échelonnement et le chevauchement des générations d'*A. rosae* qui s'observent toute l'année dans les différents milieux, entraînent la présence constante, bien qu'en nombre parfois très limité selon les périodes intéressées, d'hôtes favorables à la ponte des différents parasites. Seul le dessèchement du végétal-support conditionnera donc, compte tenu des données climatiques, l'importance numérique des Chalcidiens en fin de saison. Connaître exactement la place, par rapport aux cycles biologiques des parasites, de cette période de dessèchement du framboisier depuis le début, doit donc permettre l'analyse, puis l'interprétation satisfaisante des modifications notées dans l'efficacité parasitaire de chaque espèce, ou groupes d'espèces, de Chalcidiens considérés.

Dans ce but, après avoir étudié les variations de l'importance numérique des deux types parasitaires en fonction de l'année, du biotope et du niveau, nous précisons l'évolution annuelle des divers parasites — dont les grandes lignes ont été définies antérieurement par les résultats d'éclosoirs — vis-à-vis du cycle végétatif de la plante support de la cochenille-hôte.

Cas de Pteroptrix dimidiatus.

Cette espèce attaque les deuxièmes stades femelles et les jeunes femelles d'*A. rosae*. Pourtant, si l'on compare en cours d'année l'importance du parasitisme dû à cet Aphélinide, nous nous apercevons que *P. dimidiatus* est d'une façon générale, toujours présent dans les jeunes femelles d'*A. rosae* et beaucoup moins régulièrement, dans les deuxièmes stades du même sexe.

Ceci revient à dire que l'hôte typique, dans le cas d'*A. rosae*, n'est pas le deuxième stade, mais la jeune femelle, dans laquelle nous retrouvons le parasite toute l'année. En effet, tous les stades post-embryonnaires du Chalcidien, depuis l'œuf fraîchement pondu jusqu'à la nymphe, sont décelables dans l'hôte ; l'absence de ceux-ci doit donc s'interpréter comme une absence réelle et non pas fictive due à la méthode d'observation.

Avec les jeunes ♀ d'*A. rosae* comme seuls hôtes dans toute l'étude entreprise, les résultats rapportés tout d'abord, concernent les variations du taux de parasitisme global frappant l'ensemble des femelles réparties sur toute la hauteur des rameaux.

Variations de l'importance numérique de P. dimidiatus :

Dans le temps. — Dans le biotope I, la courbe représentative des variations de l'importance relative de *P. dimidiatus* décroît durant la période considérée (31 juillet 1957 au 5 août 1958). Si l'on excepte la valeur atteinte le 3 décembre 1957 (41 p. 100), le taux de parasitisme passe de 29 p. 100 le 12 août, à 14 p. 100 l'année suivante à la même date (5 août) (fig. 35). Au bout d'une année, le résultat de l'évolution combinée du parasite et de son hôte fixé sur des rameaux de même âge est donc une diminution relative de l'importance du premier par rapport au second. Mais cette baisse de l'efficacité parasitaire n'est pas régulière ; elle s'accompagne de fluctuations en cours de saison.

Elles partagent la période d'observations en trois parties d'inégale valeur :

— les deux extrêmes (3e trimestre 1957-début du 4e, et 2e trimestre 1958), durant lesquelles hôtes et parasites évoluant concurremment, les variations enregistrées peuvent être d'ordre écologique ou biologique ;

— la partie centrale s'étend de décembre à la fin de mars environ. Elle intéresse la période de repos hivernal. Les modifications du taux de parasitisme, observées entre deux comptages successifs, tiennent alors à l'échantillonnage.

Cette séparation en trois périodes distinctes caractéristiques se retrouve dans le biotope II où, si l'on excepte le chiffre noté le 12 août 1957 (53,7 p. 100), le taux de parasitisme ne dépasse guère 30 p. 100. Cette dernière valeur constitue l'état d'équilibre numérique obtenu entre l'hôte et son parasite durant la période intéressée. En effet, en fin d'évolution, au seuil de l'hiver (3 décembre 1957), le taux de parasitisme plafonne à 30,3 p. 100. Nous le retrouvons identique le 11 mars 1958 (30,2 p. 100), au moment de la reprise d'activité des populations, pour le voir diminuer aussitôt, du fait de l'apparition progressive des femelles d'*A. rosae* qui succèdent aux jeunes stades ayant hiverné. Puis, exception faite de la valeur notée le 26 juin 1958, le taux de parasitisme augmente régulièrement depuis la mi-mai jusqu'au début d'août.

Durant toute une phase végétative du framboisier, si nous comparons donc le résultat obtenu dans chaque milieu d'observations, les courbes représentatives des variations du taux de parasitisme des jeunes femelles d'*A. rosae* présentent une allure identique. Cependant, les valeurs observées, de voisines qu'elles sont au cours du deuxième semestre de 1957 et jusqu'à la fin de mars 1958 diffèrent par la suite ; le taux de parasitisme le plus fort se manifeste dans la localité fraîche et humide. Ceci revient à dire que les conditions microclimatiques particulières des deux localités n'ont pas, dans le cas de *P. dimidiatus*, l'influence que nous leur avons reconnue sur l'espèce précédente *A. chionaspidis*, puisqu'il n'existe plus de différences sensibles dans les taux de parasitisme des populations de jeunes femelles d'*A. rosae*, avant le printemps 1958.

Reste donc à envisager, comme précédemment dans notre essai d'analyse, l'action possible du facteur densité du stade-hôte attaqué.

Les chiffres la caractérisant ont été obtenus en tenant compte de nouveau de la densité moyenne de la population de cochenilles (l'unité de surface est alors de 10 cm²), et de l'importance relative des jeunes femelles d'*A. rosae* y figurant lors de chaque prélèvement. Nous avons représenté les variations de la densité de l'hôte figure 35.

Dans l'une et l'autre des deux localités d'observations, la comparaison du taux de parasitisme des jeunes femelles d'*A. rosae* avec leur densité ne conduit pas à définir une loi générale, mais tout au plus à constater la tendance manifestée par les variations du taux de parasitisme à reproduire, en sens inverse, celles de la densité des jeunes femelles fixées.

Une augmentation de l'importance numérique relative de *P. dimidiatus* est corrélative d'une baisse de celle de l'hôte dans les populations et inversement. Ceci implique l'existence, chez le parasite, d'une multiplication numérique indépendante de la densité de l'hôte, mais liée cependant au milieu, ne serait ce que par l'influence des conditions climatiques sur le cycle évolutif.

Cet accroissement des populations de *Pteroptrix*, sans lien direct avec la densité des cochenilles attaquées, se retrouve dans les observations pratiquées dans les deux biotopes, au cours du deuxième semestre 1958.

Dans la localité fraîche et humide, le Chalcidien se manifeste déjà fin juin. Le taux de parasitisme noté à cette date atteint 10,2 p. 100 des jeunes femelles fixées ; il atteint 40 p. 100 le 5 août et, exception faite de l'observation du 22 octobre (78,9 p. 100), il se retrouve à l'automne à une valeur voisine avec 37,1 p. 100.

Par contre, dans l'autre localité, de nul qu'il est en début de saison, le taux de parasitisme augmente peu pour avoisiner à l'automne, à la mi-novembre, 16 p. 100.

Dès le début, et durant tout ce deuxième semestre de 1958, les conditions écologiques particulières du biotope II amènent donc l'espèce *P. dimidiatus* à se manifester en plus grand nombre que dans le biotope I, doté en général d'une aridité plus forte. Ce dernier caractère, résultat d'une humidité faible, peut avoir une action néfaste, soit directement sur le parasite adulte, soit indirectement par l'intermédiaire du végétal-support de l'hôte, dont il entraîne le dessèchement. L'étude, dans le premier cas, du taux de parasitisme en fonction du niveau des populations, et, dans le second, du cycle évolutif en rapport avec le dessèchement des rameaux, doit nous apporter les précisions supplémentaires, nécessaires à l'interprétation des phénomènes relevés.

Dans l'espace. — Nous avons vu que la densité de la contamination par *A. rosae* baisse à mesure que l'on gagne, depuis le bas, le sommet des rameaux, et cette diminution progressive, en fonction de la hauteur du nombre d'individus fixés, revêt un caractère continu dans la localité sèche, à l'inverse de l'aspect irrégulier noté dans l'autre.

Cette particularité frappe de même, tout au long de l'année, la répartition des jeunes femelles d'*A. rosae*, en fonction des niveaux, dans chaque biotope. Mais les observations antérieures qui ont impliqué l'existence d'une multiplication numérique du parasite, indépendante de la densité de son hôte, nous ont montré qu'à de faibles densités correspondent de forts pourcentages de parasitisme et inversement.

Il s'en suivrait, qu'en fonction du niveau considéré, les valeurs du taux de

parasitisme par *P. dimidiatus* devraient augmenter depuis le sol jusqu'au sommet des rameaux, ceci d'une façon continue dans le biotope I et plus irrégulière dans l'autre.

Cependant, si nous comparons dans les deux milieux d'observations les résultats obtenus (fig. 36), ces derniers tombent en désaccord avec l'hypothèse avancée, car le taux de parasitisme le plus fort avoisine le ras du sol et décroît au-dessus.

Les conditions microclimatiques particulières de chaque biotope gouvernent donc, indépendamment l'une de l'autre, la répartition d'A. rosae le long du rameau *et celle de P. dimidiatus* au contact de son hôte. Mais le résultat final de leur action est une distribution parallèle à la fois de la Cochenille et de son parasite, bien que leur aire de dispersion à l'échelle du rameau ne soit pas identique. Celle de *P. dimidiatus* est, en effet, propre à chaque biotope étudié.

Dans le premier, l'hyménoptère est pratiquement absent du niveau supérieur de la contamination durant toute la période considérée (bois 1957), exception faite des trois premiers mois. L'année suivante, dans les nouvelles contaminations fixées au début de l'été sur jeune bois, *P. dimidiatus* apparaît successivement au contact de son hôte, vers le 21 juillet pour le niveau inférieur, entre le 5 août et le 20 août pour le niveau moyen, et durant la première quinzaine de septembre pour le niveau supérieur. Puis, il se maintient sur toute la hauteur de la contamination jusqu'au seuil de l'hiver.

Par contre dans le biotope II, le parasite se disperse à tous les niveaux de la population d'*A. rosae* dès la fin juillet, les deux années.

De ces quatre observations sur la présence et l'importance numérique de *P. dimidiatus* vis-à-vis de son hôte fixé au début de l'été, sur jeune bois de l'année, trois sont voisines. Elles nous apportent la preuve de l'existence du parasite à tous les niveaux. Il s'y manifeste en nombre variable selon les conditions du milieu où l'hygrométrie jouerait le rôle prépondérant, puisque le taux de parasitisme par *P. dimidiatus* reste supérieur dans les parties les plus fraîches, soit au niveau du sol, soit dans le biotope II.

Par contre, la quatrième observation diffère des précédentes par la lente installation progressive de *P. dimidiatus* au cours de l'été 1958, à tous les niveaux des rameaux du biotope I, puisqu'elle demande deux mois pour gagner depuis le bas, le sommet de la contamination.

Ce fait est à rapprocher de celui observé sur *A. chionaspidis* placé dans les mêmes conditions ; sa multiplication numérique réduite, due au milieu, ne permet pas à l'insecte de s'étendre avant l'automne à l'ensemble de la population des rameaux. Ce résultat, nous l'avons vu, provient de l'action combinée de conditions défavorables à la multiplication du parasite, agissant sur un stock initial d'individus déjà très réduit par suite du dessèchement précoce manifesté par le framboisier dans cette localité.

C'est dans cet esprit que nous avons étudié le cycle de *P. dimidiatus*.

Cycle évolutif. — Les résultats d'éclosoirs nous permettent déjà d'en ébaucher les grandes lignes. Il comprendrait deux générations annuelles avec possibilité d'une troisième plus ou moins partielle à l'automne.

P. dimidiatus hiverne selon le stade de développement de son hôte, en tant que jeune larve dans les deuxièmes stades larvaires d'*A. rosae*, mais comme larve mûre dans les jeunes femelles de la Cochenille.

La reprise d'évolution du parasite commence à devenir sensible dans la deuxième décade d'avril, période où, parallèlement, la majorité des deuxièmes stades larvaires de l'hôte ont mué en jeunes femelles ; nous assistons, en effet, à l'augmentation relative

des larves mûres de *P. dimidiatus* par rapport aux jeunes larves qui ne représentent plus alors, que 30 à 40 p. 100 des individus dénombrés.

A ce moment, l'hétérogénéité constatée avant l'hiver dans la population du Chalcidien tend à s'estomper, par suite du regroupement enregistré chez le parasite entre les individus jeunes, dont le développement reste subordonné au franchissement chez l'hôte du seuil de la dernière mue et ceux plus âgés, dont la reprise d'évolution est liée aux seules conditions climatiques.

Malgré cette harmonisation du développement au printemps, la durée du stade nymphal s'étend, toutes les années, à cette saison, dans les deux localités d'observations, des derniers jours d'avril aux premiers jours de juin.

La période de sortie du parasite débute à cette date. Elle intéresse un mois environ, mais l'éclosion maximum des adultes peut se trouver décalée de quelques jours selon les années. Elle se situe par exemple, pour les deux biotopes, dans les deux premières décades de juin en 1956 et en 1959, à partir du 10 juin et jusqu'à la fin de ce mois en 1957, et l'année suivante, du 15 juin au 10 juillet. Dans les deux localités, ces apparitions d'adultes se trouvent d'ailleurs confirmées par les résultats obtenus en éclosoirs et par la présence des jeunes larves du Chalcidien, constatée par dissection de leurs hôtes, toutes les années avant la fin du même mois. Durant cette période, en effet, les populations de cochenilles constituées par les individus appartenant à la première génération annuelle hébergent déjà des deuxièmes stades larvaires femelles et des jeunes femelles dont l'importance ira en augmentant jusqu'à la mi-juillet.

Hôte et parasite se développant parallèlement, aux jeunes larves de *P. dimidiatus*, retrouvées fin juin, font suite des larves mûres courant juillet, et des nymphes à la fin de ce mois.

La deuxième éclosion annuelle du Chalcidien se localise en août, plus ou moins tôt selon les années. Elle débute dans les premiers jours du mois en 1956 comme en 1959, à partir du 10 en 1957 et, l'année suivante, environ à la même période, comme en témoignent :

— avant ces dates, l'importance relative des nymphes de l'Aphélinide par rapport à l'ensemble de ses stades post-embryonnaires : elle dépasse généralement 90 p. 100 ;

— après ces dates, la présence sur jeune bois de trous de sortie du parasite, manifestation d'une éclosion récente (celle des adultes issus des pontes de la génération printanière de juin, mois durant lequel la Cochenille a contaminé les jeunes pousses), et l'existence dans des hôtes fixés, indistinctement sur les deux types de bois, de jeunes larves de *P. dimidiatus* décelables à la dissection.

L'existence de cette deuxième génération annuelle de l'hyménoptère se trouve confirmée par les résultats d'éclosoirs : une apparition de parasites a lieu chaque année au cours de périodes identiques. Mais vis-à-vis de l'importance numérique de l'éclosion printanière, début de la première génération de *P. dimidiatus*, celle du mois d'août est toujours limitée (tableau 18.). Ce fait est particulièrement net dans le biotope I, où la réduction de population visible chaque année est maximum en 1958. Comparativement, dans l'autre localité, cette diminution du nombre de parasites éclos existe également, mais elle est moins sensible.

Il est à remarquer qu'en 1957, année pour laquelle nous avons observé les éclosions en août, à la fois sur jeune et sur vieux bois, le nombre d'individus issus d'hôtes

fixés sur les rameaux de 1956 (vieux bois) est négligeable par rapport à ceux éclos d'*A. rosae* contaminant les jeunes pousses en 1957. Ceci implique donc l'élimination complète de la descendance des œufs pondus en juin par *P. dimidiatus* dans les hôtes fixés sur vieux bois.

TABLEAU 18

Importance numérique comparée des deux premières éclosions de P. dimidiatus, *chaque année, en fonction du biotope.*

	Biotope I			Biotope II		
	Juin	Août		Juin	Août	
		VB	JB		VB	JB
1956	60	12		91	36	
1957	47	1	23	66	1	83
1958	81	13		168	51	

Les échantillons portent sur quatre prélèvements (de même volume dans chaque cas, conservés dans les mêmes conditions) effectués :
— du début mai à la mi-juin, pour la première éclosion.
— de la mi-juillet à la mi-août, pour la deuxième éclosion.

Aussi, doit-on envisager que la période précédant celle de l'éclosion normale de la deuxième génération annuelle de *P. dimidiatus* constitue, pour l'espèce, une époque critique dont l'existence entraîne la réduction plus ou moins sensible, selon l'année, du nombre de parasites éclos.

Cette deuxième sortie d'adultes de *P. dimidiatus* coïncide avec la présence, durant toute la période d'éclosion, d'hôtes favorables à la ponte. La descendance qui en est issue donne la possibilité aux individus les plus précoces de terminer leur cycle et d'éclore à partir de la première quinzaine d'octobre. C'est le début d'une troisième génération annuelle partielle qui n'intéresse qu'une proportion limitée d'individus. Cette éclosion trouve confirmation dans les résultats obtenus en éclosoirs et l'observation d'œufs et de jeunes larves du parasite dans les deuxième stades larvaires ♀, ♂ et certains premiers stades d'*A. rosae*. Mais ces deux derniers hôtes, acceptés seulement en fin de saison, ne permettent pas le développement ultérieur du parasite.

La population hivernante groupe donc une partie des individus de la deuxième génération annuelle et la totalité de ceux de la troisième, ce qui conduit à l'hétérogénéité déjà mentionnée.

De l'étude comparée au cours de quatre années successives de l'évolution de *P. dimidiatus*, nous sont apparues les particularités suivantes :

— *Cycle évolutif calqué sur celui de son hôte quant au nombre de générations* ; l'éclosion des adultes du parasite coïncide avec la fin du stade « jeune femelle » dans les populations.

— *Existence chaque année fin juillet d'une période critique pour l'espèce* au cours de laquelle son importance numérique tend à se réduire sensiblement.

Cette dernière particularité existe déjà chez *A. chionaspidis* et nous avons vu dans quelle mesure la diapause de l'hôte et le dessèchement de la plante-support contribuent à ces faits. En l'absence, chez *P. dimidiatus*, d'action visible de la coche-

uille, le facteur végétal doit donc jouer un rôle prépondérant et déterminer l'importance numérique du stock d'individus capables d'éclore sur le vieux bois, pour augmenter le nombre toujours restreint de ceux apparus parallèlement sur jeune bois, susceptibles d'assurer la descendance de l'espèce.

En 1957, seuls subsistent, nous venons de le voir comme pour l'espèce précédente, les individus se développant sur jeune bois, par suite de l'action combinée du dessèchement complet des rameaux avant la fin juillet, et d'un cycle amenant les derniers individus à se manifester fin juin.

L'année suivante, le jeu associé d'un cycle d'éclosions décalé jusqu'au 10 juillet et dans le biotope I, d'un dessèchement déjà sensible fin juin, et complet avant la fin juillet, élimine tous les insectes développés dans des hôtes contaminant le vieux bois ; mais ce dessèchement qui ne débute pas avant le 5 août dans l'autre biotope, permet à une certaine proportion d'individus de *P. dimidiatus*, d'achever leur développement, d'éclore et d'augmenter ainsi le nombre d'insectes capables de pondre dans le même temps.

Dans ce cas, l'action des conditions microclimatiques favorables du milieu, agissant sur un stock d'individus relativement important, permet à *P. dimidiatus* de se disperser, dès la fin de juillet, sur toute la hauteur du rameau et d'y manifester à tous les niveaux, vis-à-vis de son hôte, un taux de parasitisme satisfaisant, bien que décroissant depuis le bas. Par contre, les conditions microclimatiques du biotope I agissant sur un stock restreint d'adultes du parasite, entravent la multiplication de l'espèce de telle sorte qu'elle gagne successivement, mais en deux mois, tous les niveaux du rameau, pour y manifester cependant au plus haut, une importance numérique réduite.

Il apparaît donc, que dans toutes les conditions très particulières dans lesquelles nous l'avons étudié, *le végétal-support de l'hôte-cochenille, soit, chez* P. dimidiatus, *l'élément déterminant de son efficacité limitée.*

Cas des « Encyrtides ».

Les trois espèces groupées sous le terme d'« Encyrtides » se développent essentiellement dans les stades adultes d'*A. rosae*, depuis la jeune femelle. Elles ont tendance, néanmoins, à préférer comme hôtes les cochenilles âgées, dont l'ovogénèse est déjà avancée. Nous y retrouvons à la dissection, en un point quelconque de la masse interne, la présence de l'œuf du parasite qui reste libre (cas d'*A. microphagus*), ou demeure lié aux téguments de l'hôte par un pédoncule (cas général d'*A. aulacaspidis*).

Pour *Th. typica*, la ponte se localise dans le tractus génital de la femelle hôte, le pédoncule de l'œuf adhérant ou non à la tunique musculaire du vagin (Bénassy, 1959).

Ces Encyrtides ont en commun le fait, avec l'espèce précédente, d'attaquer le même stade, bien que l'âge de la femelle d'*A. rosae* conditionne son aptitude à devenir l'hôte préférentiel, dans l'un ou l'autre des cas.

Ils possèdent avec *P. dimidiatus* un autre point identique ; c'est leur tendance, observée antérieurement, à se révéler comme assez peu sensibles aux modifications climatiques régionales.

Ce rapprochement déjà possible entre les deux types parasitaires, devient plus

sensible si nous étudions, cette fois encore, les variations du taux de parasitisme frappant l'ensemble des femelles âgées réparties sur toute la hauteur du rameau.

Variations de leur importance numérique : Dans le temps. — Sur le bois de 1957 (fig. 37), nous observons des phénomènes identiques dans les deux biotopes. Au taux de parasitisme important, visible dans les premiers jours d'août avec 39,8 p. 100 dans B I et 33,3 p. 100 dans B II, succède jusqu'au début d'octobre, une baisse de l'importance numérique relative des « Encyrtides ». Cette baisse précède l'augmentation générale du taux de parasitisme constatée en fin de saison ; elle est visible à la mi-novembre dans le biotope II (40,1 p. 100), et seulement un mois plus tard, dans l'autre (36,7 p. 100, le 17 décembre).

Durant la période hivernale s'achevant fin février, les variations relevées tiennent à l'hétérogénéité de l'échantillonnage.

Passée cette période et jusqu'aux premiers jours de mai, le taux de parasitisme baisse d'une façon régulière. A cette date, en l'espace d'une dizaine de jours environ, l'importance numérique relative des « Encyrtides », par rapport à leur hôte, atteint un maximum au voisinage duquel elle se maintient jusqu'au moment du dessèchement du bois. Ce maximum atteint 40 p. 100 dans la localité humide et 25 p. 100 dans la localité sèche.

Sur le jeune bois 1958, au cours du deuxième semestre de l'année, les phénomènes se renouvellent identiques à ceux de l'année précédente. Si l'on excepte les valeurs observées le 26 juin, le taux de parasitisme commence à s'accroître entre le 21 juillet et le 5 août, date à partir de laquelle peut s'établir le parallélisme avec les faits de l'année 1957. Jusqu'à la fin septembre, nous enregistrons de nouveau une baisse lente et progressive des taux de parasitisme dans chaque localité. Ils possèdent leurs valeurs minima, voisines de 10 p. 100 dans les deux cas (9,9 p. 100 dans B II, 12,9 p. 100 dans B I). Avant le repos hivernal, l'importance numérique relative des « Encyrtides » augmente de nouveau pour plafonner, à la mi-novembre, à 51 p.100 dans la première localité (B I), et à 57,1 p. 100 dans l'autre (B II).

Entre les deux biotopes, les courbes représentatives des variations du taux de parasitisme des femelles d'*A. rosae* par les « Encyrtides » sont du même type les deux années ; les minima et maxima se situent à des dates identiques. Les valeurs atteintes sont, en général, supérieures dans la localité fraîche à ce qu'elles sont dans l'autre, mais en 1958, exception faite des observations antérieures à celles du 20 août, les valeurs caractéristiques du taux de parasitisme tendent à se confondre dans les deux biotopes. Ceci fait penser comme chez *P. dimidiatus*, à une action limitée des conditions microclimatiques des deux localités, sur les « Encyrtides ».

Comme pour les espèces précédentes, nous avons rapproché ces variations de l'évolution de la densité de l'hôte, gardant toujours présent à l'esprit que l'hétérogénéité de l'échantillonnage, surtout en période hivernale, et l'évolution propre de la Cochenille, possèdent une influence sur les modifications observées.

C'est ainsi, par exemple, que la diminution lente et continue du taux de parasitisme notée au printemps 1958 dans les deux biotopes, de la fin février aux premiers jours de mai, est corrélative, en grande partie, de l'apparition progressive (liée à l'hétérogénéité des populations hivernantes) des femelles adultes dans les colonies d'*A. rosae*, car durant cette période, l'importance numérique des divers Encyrtides reste constante. Nous verrons que leur évolution, visible à cette époque, ne conduit pas

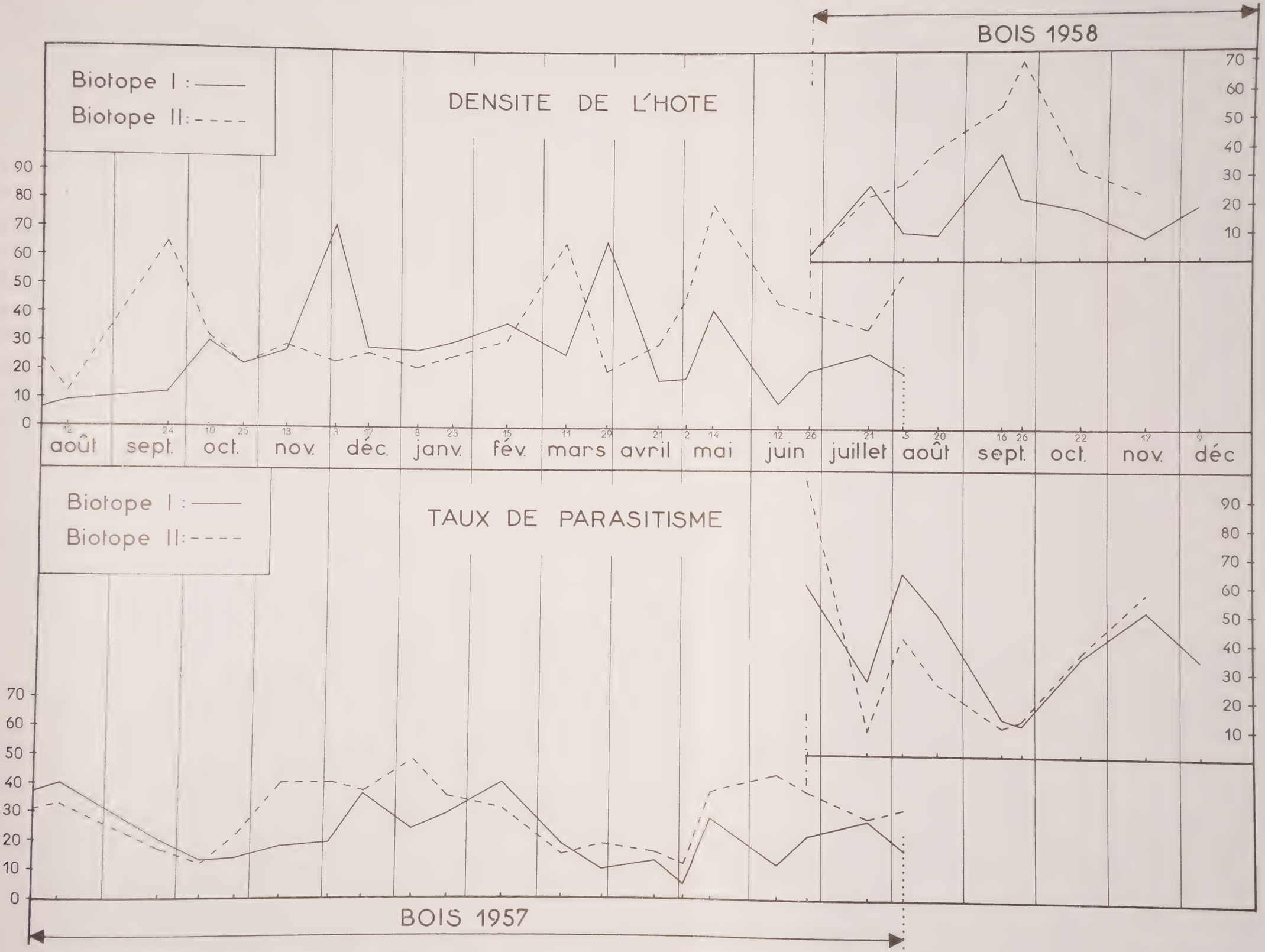

FIG. 37. — *Évolution comparée du taux de parasitisme par les « Encyrtides » (exprimé en p. 100) et de la densité de l'hôte (représentée par le nombre d'individus pour 10 cm²) dans les deux biotopes, pour les populations d'*A. rosae *fixées :*
- sur bois 1957, du 1er août 1957 au 5 août 1958 ;
- sur bois 1958, de la mi-juin à la fin décembre 1958.

encore à leur éclosion, point de départ normal d'un début d'accroissement du taux de parasitisme.

Mais l'influence du cycle évolutif se manifeste au cours de la première décade de mai, où la densité de l'hôte augmentant, le taux de parasitisme croît jusqu'au maximum relevé dans chaque biotope.

Sur le jeune bois de l'année, au cours du deuxième semestre, les deux valeurs : densité de l'hôte et taux de parasitisme, fluctuent en sens contraire, une diminution de l'une se traduisant immédiatement chez l'autre par une augmentation. A la limite, une densité très faible doit amener le taux de parasitisme à tendre vers sa valeur maxima.

Ce cas s'observe par exemple sur jeune bois en 1958 dans les deux biotopes. Fin juin, pour une densité de femelles hôtes de 1,5 individus/10 cm² dans le biotope II et de 1,7 individus/10 cm² dans l'autre, les taux de parasitisme constatés atteignent 96,5 p. 100 et 60 p. 100 respectivement. Parallèlement, à la même date, sur le vieux bois de 1957 où la densité des hôtes par unité de surface est de 21,1 femelles dans la localité sèche et de 16,5 dans la localité humide, les taux de parasitisme sont de 21,5 p. 100 et de 36,8 p. 100 respectivement.

Le 21 juillet, des densités de population comparables sur les deux bois (26,6 sur vieux bois, 27,2 sur jeune bois) du biotope I, s'accompagnent de taux de parasitisme très voisins, pour ne pas dire identiques (27,2 p. 100 et 25,5 p. 100 respectivement).

Ces observations nous permettent de constater que la répartition des parasites s'effectue parallèlement aux populations fixées sur les deux types de bois.

Mais pour préciser le caractère de la liaison paraissant exister entre l'importance de la densité de l'hôte et le taux de parasitisme, nous avons étudié les variations de celui-ci en fonction du niveau, compte-tenu de la densité des femelles d'*A. rosae*.

Dans l'espace. — En règle générale, nous enregistrons dans les deux biotopes la tendance à voir, chaque année, le taux de parasitisme des femelles-hôtes décroître depuis le bas jusqu'au sommet des rameaux comme les contaminations (tableau 19), alors que les observations réalisées sur les variations du taux de parasitisme, calculé pour l'ensemble du rameau, manifestent une tendance opposée.

Comme pour *P. dimidiatus*, nous assistons, chez les « Encyrtides », à une répartition des individus parallèle à celle qui frappe l'hôte, gouvernée par les seules conditions microclimatiques.

Mais à l'inverse de ce que nous avons observé chez l'espèce précédente, où, selon les années et le biotope, elle se cantonne à des niveaux donnés ou se disperse successivement sur toute la hauteur du rameau, pour les « Encyrtides » leur présence se manifeste, dans chaque cas, à tous les niveaux.

Le facteur dessèchement de la plante-hôte, qui conditionne en partie la dispersion de *P. dimidiatus*, ne semblerait donc pas amener, bien qu'il existe également, vis-à-vis de l'évolution des « Encyrtides », des perturbations sensibles dans l'importance numérique de ceux-ci.

Cependant, pour nous en persuader, nous avons étudié comparativement les caractéristiques du cycle de ces différents parasites.

Cycle des « Encyrtides » : — Nous nous sommes intéressé tout spécialement aux deux espèces le plus couramment rencontrées, qui possèdent, d'après les éclosions obtenues des échantillons, des cycles très voisins, sinon identiques : *Adelencyrtus aulacaspidis* et *Apterencyrtus microphagus*.

TABLEAU 19

*Evolution du taux de parasitisme par les « Encyrtides » et de la densité des femelles âgées d'*A. rosae, *en fonction du niveau en* 1958, *dans les deux biotopes.*

			26/VI	21/VII	5/VIII	20/VIII	16/IX	26/IX	20/X	17/XI
B I	3	d			2,0	4,5	15,6	9,9	2,3	1,9
		t			83,3	26,2	13,0	10,0	16,6	1,6
	2	d			19,5	10,4	29,1	6,0	8,9	20,6
		t			61,4	54,5	6,0	20,6	39,0	50,0
	1	d	1,7	27,2	12,2	15,2	60,7	119,2	45,4	28,0
		t	60,0	25,5	63,0	72,8	17,1	9,3	35,4	51,2
B II	3	d	0,8	9,8	15,8	26,0	26,7	36,6	10,4	7,4
		t	80,0	9,4	38,3	8,0	7,4	7,0	44,7	53,3
	2	d	0,6	30,5	30,9	40,6	62,4	86,1	22,3	24,1
		t	100,0	4,7	34,0	18,6	8,6	15,6	44,1	59,1
	1	d	3,7	25,7	31,9	55,2	77,2	102,0	141,9	37,8
		t	100,0	13,8	53,0	34,2	13,1	11,5	31,3	56,0

d = nombre d'individus pour 10 cm².
t = taux de parasitisme en p. 100.

Dans la figure 38 nous avons illustré l'étude de ce cycle en 1958, dans le biotope II en portant :

— les résultats d'éclosoirs, représentés par le nombre moyen d'insectes éclos pour chaque espèce entre deux observations, espacées de sept jours, depuis le début de mars jusqu'à la mi-novembre ;

— les précisions obtenues toute l'année, par l'observation directe et les dissections représentées par la présence des œufs de chaque espèce et les variations de l'importance relative, exprimée en p. 100, des jeunes larves et des nymphes.

Chaque année, depuis 1956, la population hivernante apparaît comme très hétérogène ; tous les stades des parasites s'observent dans les femelles de la Cochenille-hôte. Les jeunes larves prédominent cependant ; selon les années elles constituent, dans les deux localités, de 75 à 95 p. 100 de l'ensemble des individus vivants au début de janvier (85,4 p. 100 en 1958 dans le biotope II) ; l'abondance des nymphes, à la même date, ne dépasse pas 10 p. 100.

La reprise d'activité, visible chez l'hôte dès la mi-février, se traduit, chez les parasites, par une baisse de l'importance relative des jeunes larves, compensée par l'augmentation progressive de celle des vieilles larves, puis des nymphes. Le 19 avril, la population parasite n'héberge plus que des stades âgés, dont 75 p. 100 de nymphes.

La présence d'œufs d'*A. aulacaspidis* décelés dans les femelles d'*A. rosae* le 2 mai témoigne de l'éclosion en cours des adultes de l'espèce. Elle se prolonge, jusqu'au 15 du même mois. A cette date, les œufs et les jeunes larves des deux Encyrtides constituent 95 p. 100 de la population parasite. Les quelques rares nymphes encore

visibles (soit 5 p. 100) appartiennent à la génération hivernante, dont elles constituent la fraction la plus en retard.

Cette éclosion printanière, se localisant pour les deux espèces étudiées, dans la première quinzaine du mois de mai, se voit confirmée par les sorties observées en

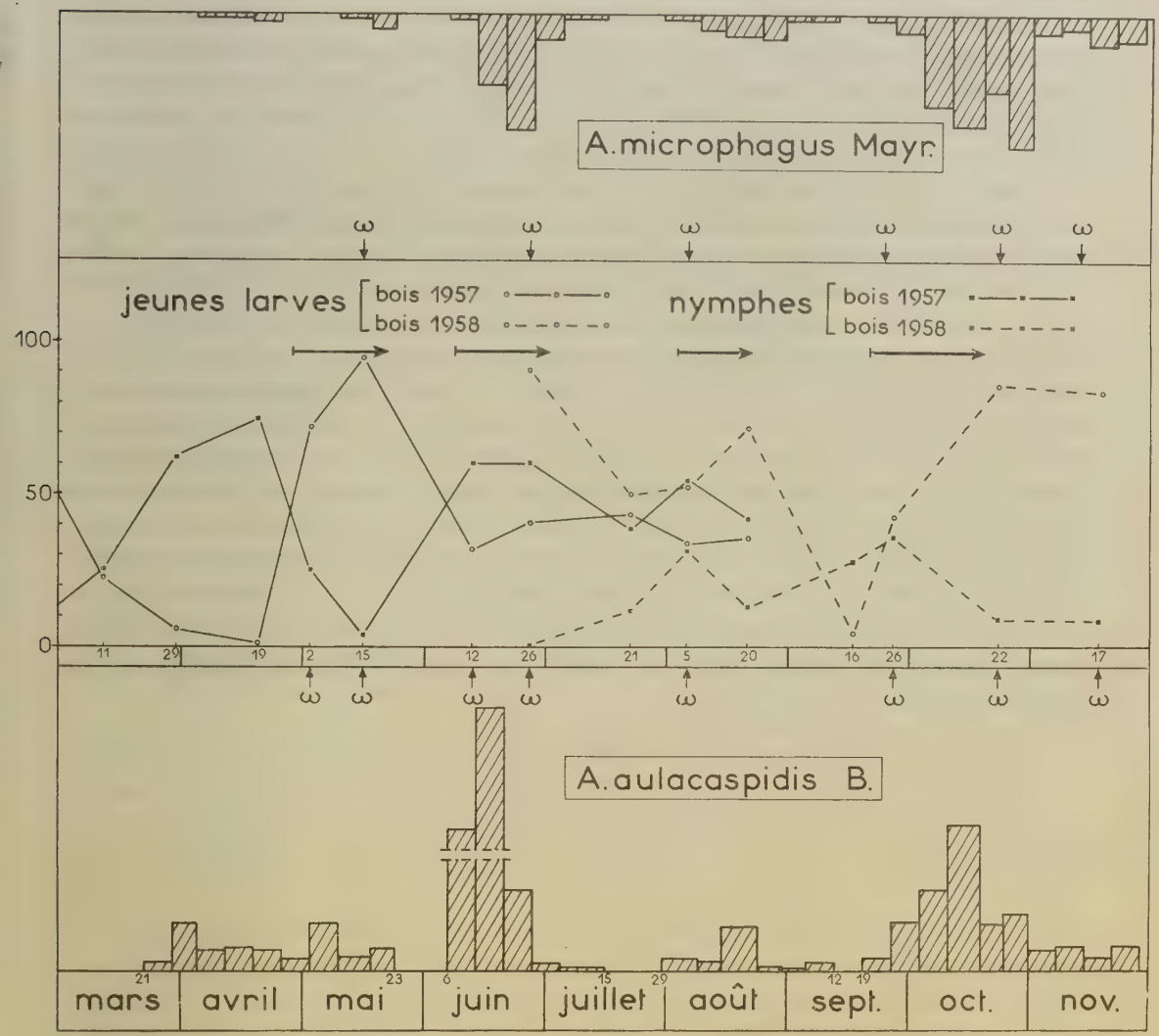

FIG. 38. — *Représentation schématique du cycle des « Encyrtides », interprété d'après :*
— les variations de l'importance relative des jeunes larves et des nymphes observées directement ou par dissection dans les populations ;
— les résultats d'éclosoirs.
Biotope II. Les flèches représentent les périodes d'éclosion des générations successives.

éclosoirs jusqu'au 23 mai ; elle permet aux adultes des deux espèces de Chalcidiens d'attaquer des cochenilles ayant pour la plupart déjà commencé à pondre.

En éclosoirs, les sorties reprennent de nouveau à partir du 6 juin. Elles s'observent parallèlement à l'extérieur puisque, aux œufs d'*A. aulacaspidis* retrouvés dans les femelles de cochenilles fixées sur vieux bois, le 12 juin, s'ajoutent, le 26, ceux d'*A. microphagus* pondus dans des hôtes localisés indistinctement sur les deux types de

bois. Ces hôtes sont pour la plupart des femelles de la première génération annuelle d'*A. rosae* auxquelles s'ajoutent les plus tardives de la génération hivernante. Ce décalage dans l'observation des pontes des deux espèces d'Encyrtides trouve sa réplique dans les maxima des sorties enregistrées en éclosoirs : le premier, correspondant à *A. aulacaspidis*, se situe entre le 13 et le 20 juin et le suivant, relatif à *A. microphagus*, entre le 20 et le 27 du même mois. En outre, ces sorties sont groupées sur une période relativement réduite, à l'inverse de l'éclosion printanière étalée dans le temps, et possèdent, tout au moins en 1958, proportionnellement à leur durée, le plus grand nombre d'individus. Elles constituent le début de la deuxième génération annuelle.

Celle-ci est nettement individualisée sur le jeune bois, où, le 26 juin, les jeunes larves représentent, à elles seules, 90 p. 100 des parasites vivants dénombrés, le reste étant constitué par des larves plus âgées, mais non encore des nymphes. C'est là cependant une population parasite numériquement limitée, du fait, nous l'avons vu, de la densité très réduite des hôtes disponibles à cette date.

Par contre, dans les hôtes fixés en nombre plus important sur vieux bois, les jeunes larves (40 p. 100 des individus) et les nymphes se partagent la population parasite. La présence juxtaposée de ces deux stades extrêmes de développement traduit donc le chevauchement à cette époque, de la fin de la première génération annuelle sur le début de la seconde. Mais l'éclosion de cette fraction, la plus nombreuse numériquement, de la population des Encyrtides présents sur framboisiers à cette époque de l'année, reste subordonnée à la répercussion sur les stades post-embryonnaires des parasites, de la mortalité de l'hôte, corrélative du dessèchement des rameaux.

Selon le biotope envisagé et l'année, cette action du végétal-support de la Cochenille doit se traduire, entre la sortie de juin et celle d'août, par une modification de l'abondance des individus éclos.

TABLEAU 20

Importance numérique comparée des deux premières éclosions des « Encyrtides », chaque année en fonction du biotope.

		Biotope I			Biotope II		
		juin	août		juin	août	
			VB	JB		VB	JB
1957	Adelencyrtus	24	0	5	22	2	16
	Apterencyrtus	5	1	3	19	1	18
1958	Adelencyrtus	14	12		269	23	
	Apterencyrtus	10	14		50	21	

Les échantillons portent sur quatre prélèvements (de même volume, conservés dans les mêmes conditions dans chaque cas) effectués :
— du début mai à la mi-juin, pour la première éclosion.
— de la mi-juillet à la mi août, pour la deuxième éclosion.

Cette variation apparaît, si nous comparons (tableau 20), comme pour *P. dimidiatus*, l'importance numérique des sorties en 1957, puis en 1958. Dans tous les cas, nous observons une diminution certaine ou peu sensible du nombre d'*A. aulacaspidis*

éclos en août, par rapport au chiffre noté à la fin du printemps. Par contre, chez *A. microphagus* l'abondance numérique de l'espèce tend à se maintenir d'une génération à l'autre dans les deux biotopes, en 1957, et dans la localité sèche en 1958, mais accuse une baisse nette, la même année, dans l'autre point d'observations. Chez les deux espèces, le nombre d'insectes récoltés en 1957 sur le vieux bois demeure négligeable. Ceci nous amène à envisager qu'au moment de l'échantillonnage, ces espèces étaient soit absentes de leur hôte, soit présentes, mais à un très jeune stade d'évolution détruit rapidement par les conditions de conservation. Nous avons vu que les adultes de la deuxième génération d'*A. aulacaspidis*, espèce la plus précoce, se manifestent en 1958, durant les deux dernières décades de juin, précédant d'une dizaine de jours environ l'éclosion des individus de la même génération d'*A. microphagus*. Ce décalage s'observe aussi l'année précédente entre les deux espèces : le début de sortie de la deuxième génération annuelle s'effectue fin juin, début juillet pour la première, à partir du 10 juillet pour la seconde.

Cette simple différence entre les dates d'éclosion des deux espèces d'Encyrtides, au cours des deux années successives, semble être à la base des différences observées dans leur abondance numérique ultérieure.

En 1957, en effet, le dessèchement du framboisier déjà sensible dans les deux biotopes à tous les niveaux le 3 juilllet, devient total le 19 ; il élimine ainsi tous les individus issus des pontes d'*A. aulacaspidis*. Seuls subsistent donc ceux qui évoluent dans les hôtes fixés sur jeune bois, dont la densité ne devient chiffrable qu'à la mi-juillet dans le biotope I et, au début de ce mois pour le niveau inférieur, dans le biotope II. Ceci revient à l'élimination presque totale de l'espèce dans le biotope I (où les éclosions passent de 24 à 5 individus), et à une diminution négligeable dans le biotope II (où les sorties atteignent 18, vis-à-vis des 22 qu'elles totalisent en juin).

Par contre, chez *A. microphagus*, l'éclosion débutant à partir du 10 juillet, amène tous les individus de l'espèce à concentrer leur ponte dans les hôtes disposés sur jeune bois, les seuls vivants à cette époque de l'année. Il en résulte le maintien de l'espèce à un niveau constant entre les deux sorties considérées.

En 1958, les mêmes phénomènes : dessèchement du framboisier, déjà sensible fin juin dans le biotope I, dispersion de la ponte d'*A. aulacaspidis*, à partir du 10 juin indistinctement dans les hôtes répartis sur les deux types de bois et, depuis la fin juin, localisation presque exclusive des œufs d'*A. microphagus* dans les hôtes fixés sur jeune bois, amènent, dans cette localité, la répétiton, mais atténuée, des faits observés l'année précédente. Par contre, dans la localité humide, la diminution sensible et parallèle de l'importance numérique des deux espèces entre leurs deux sorties successives reste inexpliquée bien que le dessèchement du framboisier intervienne un mois plus tard environ que dans le biotope I. Ce phénomène tend à prouver que dans le cas particulier des Encyrtides, la plante-support de l'hôte n'est pas seule en cause et que le superparasitisme fréquent à cette époque pourrait intervenir également.

L'éclosion qui se manifeste en août constitue pour les deux espèces le début de la troisième sortie annuelle.

En 1958, nous observons de nouveau des œufs de chacune des deux espèces d'Encyrtides, à la dissection, à partir du 5 août. Ceci confirme l'existence de cette troisième génération annuelle visible en éclosoirs, sans que la variation de l'importance numérique des nymphes et des jeunes larves, observée sur les deux types de bois, ait permis de prévoir cette sortie des deux espèces parasites.

A l'automne, la manifestation parallèle d'adultes des deux espèces en éclosoirs, la présence d'œufs visibles dans les femelles d'*A. rosae* lors de chaque dissection et l'augmentation progressive depuis la fin septembre de l'importance relative des jeunes larves d'Encyrtides, révèlent la sortie d'une quatrième génération de ces parasites. Elle se poursuit selon les années, plus ou moins tard en saison.

La population hivernante est donc constituée par l'ensemble des individus de la quatrième génération au stade jeune larve et par une fraction toujours limitée de la troisième, à l'état de nymphes d'âge variable.

Le cycle évolutif de ces Encyrtides se trouve confirmé par les élevages réalisés en laboratoire sur framboisiers où, selon l'hôte proposé aux adultes d'*A. aulacaspidis*, par exemple : deuxième stade femelle, femelle âgée, la durée d'évolution du parasite à la température moyenne de 20°C., s'abaisse de 40-45 jours dans le premier à 30-35 jours dans le dernier.

L'étude comparée au cours des trois années successives, de l'évolution des deux espèces d'Encyrtides : *A. aulacaspidis* et *A. microphagus*, a mis en évidence :

— chez chacune d'elles, *l'existence du cycle comportant quatre générations successives* coïncidant avec la présence d'hôtes favorables à la ponte. Les deux premières d'*A. aulacaspidis* se manifestent 10 à 15 jours plus tôt que celles d'*A. microphagus* et ce décalage fait place à un parallèlisme étroit lors des deux éclosions ultérieures ;

— *la présence chaque année, fin juillet, d'une époque critique liée au dessèchement du végétal-support* dont la répercussion sur chaque population est liée au cycle évolutif des deux espèces.

Comme dans les cas précédents, l'existence de ce dessèchement annuel constitue une entrave à l'augmentation numérique des populations de parasites. Elle les diminue ou les maintient à un niveau constant.

Ce retard imposé à la multiplication des deux espèces, peu visible à l'échelle microclimatique, puisque les parasites se retrouvent au cours de l'année à tous les niveaux, possède sa répercussion sur l'importance pratique des Encyrtides vis-à-vis de leur hôte. Le taux de parasitisme, nous l'avons vu, après des valeurs réduites au cours de l'été, ne commence à croître qu'au seuil de l'hiver, lors de l'apparition des adultes de la quatrième génération annuelle.

L'importance de cette action particulière du végétal-support de la Cochenille dans la limitation de l'efficacité parasitaire se trouve confirmée par des observations fragmentaires effectuées sur des rosiers sarmenteux, pérennants, où l'importance du parasitisme par ces mêmes espèces atteignent, à des dates identiques, 83 p. 100.

Conclusion.

De l'étude comparée des trois types de parasites, *A. chionaspidis*, *P. dimidiatus* et « Encyrtides », se développant aux dépens des divers stades successifs d'évolution d'*A. rosae* comme hôtes (fig. 39), nous apparaît le rôle très particulier joué par le végétal dans tous les cas.

L'action de son dessèchement annuel, plus ou moins précoce selon les conditions microclimatiques locales, perturbe assez l'abondance des populations de parasites en été pour que l'équilibre numérique de l'association hôte-parasites, au seuil de l'hiver, s'en trouve fortement modifié.

Chez *A. chionaspidis*, l'influence du végétal est amplifiée par celle de l'hôte. Nous avons vu qu'au début de l'été, le jeu combiné du *dessèchement du framboisier* et de la *diapause* des premiers stades d'*A. rosae* peut supprimer, selon les années, une génération du Chalcidien. C'est le cas du biotope I en 1958 où l'efficacité du parasite se révèle nulle, par suite de l'absence de toute multiplication sensible du parasite avant l'arrêt de développement hivernal.

Par contre, chez *P. dimidiatus*, où le parasite attaque des stades-hôtes toujours

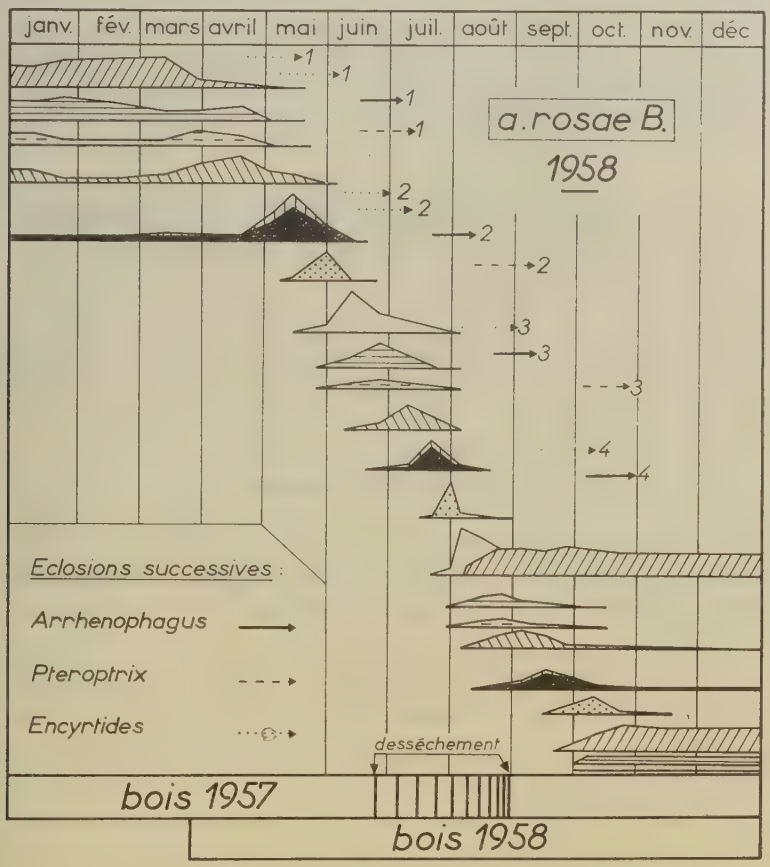

FIG. 39. — *Évolution schématique des différentes générations successives des divers parasites vis-à-vis du cycle évolutif d'*A. rosae *et du dessèchement du végétal en 1958.*
*Pour les « Encyrtides » les sorties décalées d'*Adelencyrtus *et d'*Apterencyrtus *ont été représentées lors des deux premières générations.*
Pour l'hôte, même légende qu'à la figure 4.

en cours d'évolution, c'est le *dessèchement du végétal* qui seul conditionne, vis-à-vis du cycle évolutif du parasite, l'importance numérique du Chalcidien en fin de saison. Chaque année, celle-ci se révèle comme assez limitée par suite de l'élimination constante d'une fraction variable des individus présents au début de l'été.

Comme un phénomène identique se manifeste avec les Encyrtides qui s'attaquent aux stades adultes de la Cochenille, *il apparaît,* dans ces conditions, *que les caractères du cycle végétatif du framboisier qui entravent, à la fois, l'augmentation numérique des populations d'*A. rosae *et l'efficacité des divers parasites, sont les responsables principaux de la persistance des contaminations constatées sur framboisier.*

Aussi nous avons donc recherché, par des observations parallèles exposées maintenant, à supprimer du facteur « végétal-support de la cochenille-hôte », cet aspect particulier qui dépend étroitement des conditions du milieu, en nous intéressant à deux Diaspines polyphages, étudiées sur arbres fruitiers :

Quadraspidiotus perniciosus contaminant les pommiers et *Pseudaulacaspis pentagona* évoluant sur mûrier.

Nous avons procédé dans l'étude de ces deux autres espèces d'une façon identique à celle utilisée dans le cas d'*A. rosae* : comparaison de l'association hôte-parasites en fin d'hiver, au seuil de la reprise d'activité, puis à l'automne, au terme de l'évolution et observations périodiques des modifications frappant ces populations, compte-tenu de l'action des deux facteurs principaux : le climat et les ennemis naturels.

II. — ÉTUDE ÉCOLOGIQUE COMPARÉE DE *QUADRASPIDIOTUS PERNICIOSUS*

Sans rapporter ici l'ensemble des observations réalisées chaque année sur l'évolution de *Q. perniciosus*, nous avons dégagé l'ensemble des caractéristiques de l'action des deux facteurs primordiaux que sont la mortalité naturelle et le parasitisme

A. — Mortalité naturelle.

L'étude écologique menée en France sur cette espèce, dans la région lyonnaise d'abord (Vasseur et Schvester, 1957) puis dans le Midi méditerranéen (Bénassy, 1958 *d*), nous permet de localiser la mortalité due à l'action directe des facteurs climatiques durant trois périodes distinctes.

En cours d'hiver, la mortalité naturelle ou *hivernale* atteignant les premiers stades en diapause se révèle relativement faible, de l'ordre de 15 à 25 p. 100 environ dans la zone méridionale, comme dans la région lyonnaise, où depuis 1946 l'évolution de la Cochenille a été régulièrement suivie. Même les données climatiques du mois de février 1956 n'ont eu aucune répercussion sensible sur l'insecte, dont la mortalité ne dépassait pas 30 p. 100, le 8 mars.

Par contre, le refroidissement constaté à des dates identiques la même année dans le Midi méditerranéen entraîne l'augmentation brutale de la mortalité naturelle. Calculée pour l'ensemble des individus de la population, elle passe de 25,6 p. 100 le 25 janvier, à 54 p. 100 le 29 février (tableau 21). Ce phénomène, résultat de l'action d'une baisse brusque de température sur des insectes en cours d'évolution, se manifeste également chaque année, dans le Lyonnais. Il intervient à une date plus tardive, généralement dans la deuxième quinzaine de mars, lors de la mue des premiers stades hivernants. C'est la mortalité *post-hivernale* ou *printanière*. Variable selon les années, elle se manifeste, plus ou moins tôt en saison, suivant les régions, et frappe un nombre d'individus différent. C'est ainsi, par exemple, que les observations réalisées en 1956 comparativement dans le Lyonnais et la Vallée de la Siagne (A.-M.) (tableau 21), confirmant celles de Vasseur et Schvester, nous montrent une mortalité naturelle plus faible dans la première région que dans la seconde.

Cette particularité se maintient au cours de l'été où l'action combinée d'une

température forte et d'une hygrométrie faible conditionne la mortalité estivale ressentie tout spécialement par les larves mobiles à l'éclosion et les premiers stades fixés. Alors que du 10 juin au 10 octobre 1956 dans le Lyonnais, la mortalité globale ne dépasse pas 30 p. 100, celle relevée dans le Midi méditerranéen reste toujours au-dessus de ce chiffre ; elle atteint 70 p. 100 en août. Pour les seuls premiers stades fixés, la mortalité passe progressivement de la mi-juin à la fin juillet, de 8 p. 100 à 16,7, puis à 24,2 p. 100 dans le Lyonnais et de 13,8 à 36, puis à 50 p. 100 dans la zone méridionale.

TABLEAU 21

Mortalité naturelle totale de Q. perniciosus *en* 1956, *calculée en p.* 100, *comparativement dans le Lyonnais et la région méditerranéenne, en hiver, puis au cours de l'été.*

	Saint-Genis-Laval	Vallée de la Siagne
25 Janvier		25,6
29 Février		54,0
8 Mars	31,0	
4 Avril		58,2
11 Avril	21,0	
26 Avril		65,1
2 Mai	29,4	
4 Juin		40,4
10 Juin	22,8	
20 Juin		47,4
27 Juin	12,5	
6 Juillet		45,2
12 Juillet	13,6	
19 Juillet		60,6
25 Juillet	11,5	
15 Août		70,4
24 Août	30,3	
4 Septembre		33,1
10 Septembre	25,0	
14 Septembre		40,4
4 Octobre		47,8
10 Octobre	24,7	

Ces variations de la mortalité naturelle en fonction des régions se doublent, comme nous l'avons vu déjà au printemps, de possibilités nouvelles, suivant les années ou l'exposition. Vasseur et Schvester, en effet, ont observé dans le Lyonnais que la mortalité frappant l'ensemble : larves mobiles et premiers stades fixés, durant le mois de juillet, reflète les caractéristiques climatiques de l'année. En 1951, par exemple, cas d'une année proche de la normale et fortement humide, le nombre d'individus morts avoisine 25 p. 100 ; mais, dans le cas d'une année chaude et sèche telle que 1952, la destruction des insectes dépasse déjà 50 p. 100 dès le début du mois, pour atteindre 74 p. 100 environ fin juillet.

Ces auteurs notent également l'existence possible d'une mortalité différente selon l'exposition, les parties sud et sud-ouest des végétaux contaminés apparaissant comme les plus défavorables à la survie de l'insecte : elles hébergent dans l'observa-

tion rapportée, cinq individus morts pour un vivant, alors que l'on n'observe que trois insectes desséchés pour un vivant, dans les parties nord et nord-ouest.

En résumé, la mortalité naturelle due aux seuls facteurs climatiques frappant les populations de Pou de San José durant l'année, se répartit en hiver, au seuil du printemps et au cours de l'été. Elle varie donc en fonction de l'année. D'une façon

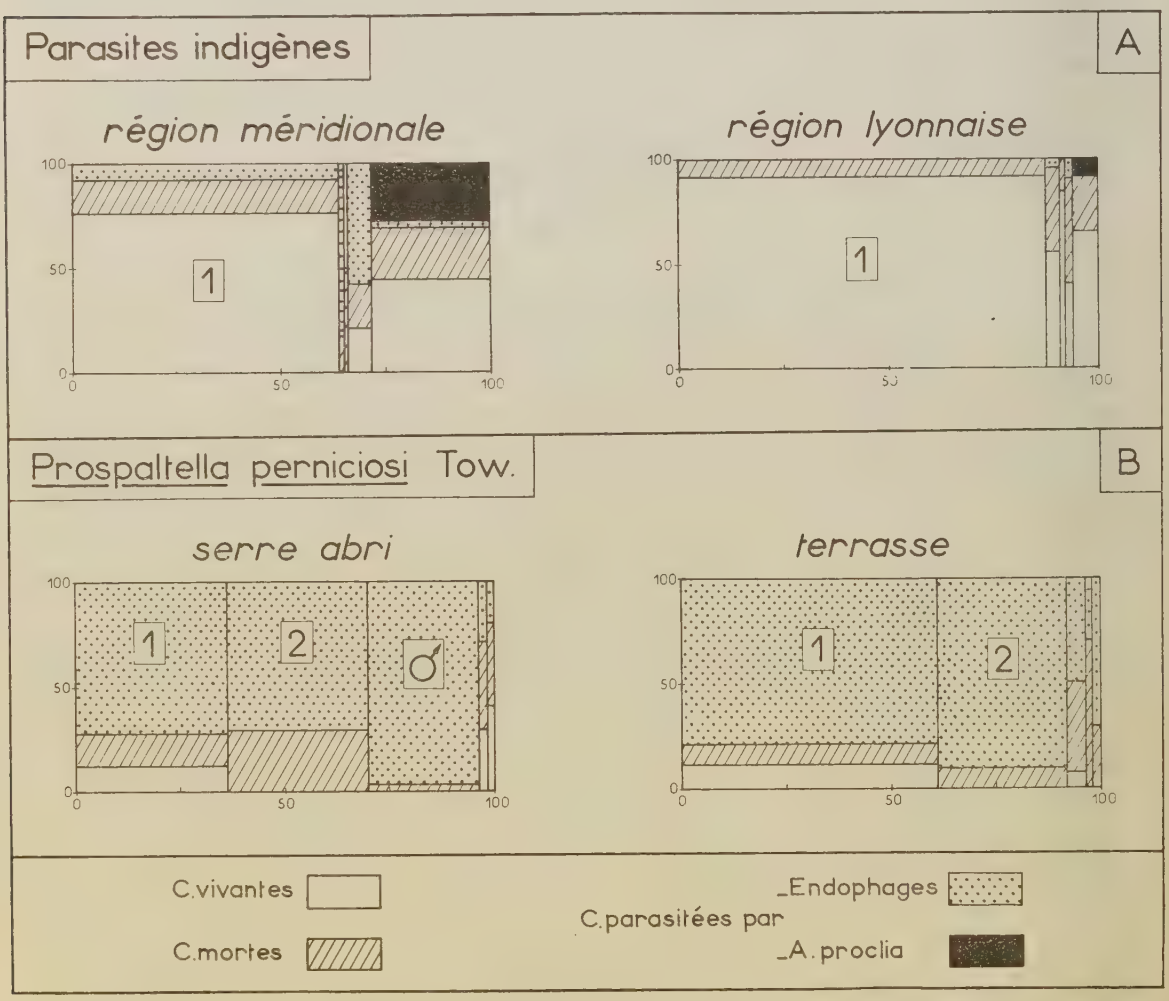

FIG. 40. — *Aspect comparé de populations de* Q. perniciosus *à l'automne, en fin d'évolution, dans diverses conditions de milieu.*

A. — Populations naturelles observées en 1956 dans les régions méridionale et lyonnaise, compte-tenu du parasitisme indigène, représenté : en pointillé pour les « endophages », en noir, pour l'ectophage Aphytis. *B. — Populations expérimentales observées en 1959 dans la région lyonnaise, dans deux situations microclimatiques, compte-tenu du parasitisme dû à* Prospalterlla perniciosi, *représenté en pointillé.*

générale la mortalité hivernale des premiers stades en diapause reste comparable dans le Lyonnais et dans le Midi méditerranéen, mais la mortalité totale se révèle constamment plus forte toute l'année, dans cette dernière région, sans, pour autant, jouer directement un rôle appréciable, dans la régulation numérique des populations.

L'hétérogénéité des stades d'évolution constituant ces populations au seuil de l'hiver, jointe à leur sensibilité propre aux données climatiques, conditionne donc pour un milieu donné, la mortalité totale constatée au printemps suivant. Elle déter-

mine par suite, le nombre d'individus susceptibles d'assurer une nouvelle multiplication de l'espèce, compte tenu de l'existence de ses ennemis naturels.

C'est ainsi, par exemple, que nous avons comparé, à la fin novembre de l'année 1956, l'aspect de deux populations de Pou de San José sur pommier, la première à St-Genis-Laval, la deuxième dans la Vallée de la Siagne (fig. 40A).

Arrivées toutes deux au terme de leur évolution saisonnière, la première renferme 87,7 p. 100 de premiers stades en diapause, indistinctement : vivants, morts ou parasités, l'autre 64,2 p. 100. Déjà la mortalité naturelle minimum à prévoir au printemps sera donc voisine de 12,3 p. 100 dans le Lyonnais et de 35,8 p. 100 dans le Midi méditerranéen. Mais ces chiffres seront augmentés chacun de la mortalité frappant les premiers stades larvaires durant l'hiver.

B. — Le Parasitisme.

a) Parasites indigènes :

Comme pour la mortalité naturelle, l'existence et l'importance du parasitisme indigène diffèrent selon les régions.

Il est très faible et limite son action aux seuls stades adultes de la Cochenille dans le Lyonnais. Par contre, dans la zone méditerranéenne, il intéresse tous les stades d'évolution de la Diaspine et s'y manifeste parfois en proportions non négligeables.

Sur les femelles adultes de Pou de San José, c'est l'espèce ectophage, *Aphytis proclia* Wlk. (1) qui exerce son action toute l'année, dans les deux régions (d'Aguilar, Allegret et Vasseur, 1948 ; Vasseur et Bénassy, 1953 ; Bénassy, 1955, 1958*d*). Il s'y ajoute celle des deux Aphélinides endophages : *Prospaltella « aurantii »* (2) et *Aspidiotiphagus citrinus*, sur les autres stades d'évolution de la Cochenille-hôte, dans la région méridionale, bien que ces deux espèces puissent également se manifester, en nombre limité et d'une manière sporadique, dans la première région.

1° Aphytis proclia : *variations de son importance numérique saisonnière.*

Pour *Aphytis proclia* dans une étude antérieure menée dans le Lyonnais, (Vasseur et Bénassy, 1953), nous avons vu qu'en raison d'une non concordance de cycle entre le Pou de San José et son parasite, le nombre d'individus de cet Aphélinide diminue durant l'hiver, pour être très faible au printemps. En estimant par l'intermédiaire du taux de parasitisme moyen — qui est un taux réel puisque l'espèce est ectophage et, par conséquent, visible à tous les stades par l'observation directe — l'importance successive d'*Aphytis*, par rapport à son hôte, au printemps (avril-mai), en cours de saison (juin-juillet-août), et à l'automne (septembre-octobre-novembre), nous avons mis en évidence l'action déterminante des conditions climatiques sur

(1) Compere, lors de sa révision récente du genre *Aphytis* (1955), a reconnu plusieurs espèces dans la seule désignée jusqu'à ce jour comme *proclia* Wlk. Cependant, nous préférons conserver ce terme pour l'exposé de cette étude, la majorité des observations relatives à cet Aphélinide ayant été réalisées avant d'avoir eu connaissance des travaux américains.

(2) Dans une très récente correspondance Mr C. Ferrière estime que l'espèce typique *aurantii* How., n'existe pas en Europe. Il semble donc que nous nous trouvions en présence d'une espèce voisine, c'est pourquoi nous la désignerons dans la suite de ce travail sous le nom de *Prospaltella « aurantii »*.

son abondance numérique. Par année modérée au point de vue température et relativement humide, le parasitisme augmente progressivement durant l'été et l'automne, pour atteindre un taux assez élevé avant l'hiver (1948-1951). Par contre, un été sec et chaud (1952), entrave cet accroissement : il n'a lieu qu'à l'automne et s'avère plus limité (tableau 22).

TABLEAU 22

Taux moyens de parasitisme des femelles de Q. perniciosus *par* A. proclia *suivant les années. Saint-Genis-Laval.*

Année	Caractère climatique	Taux de parasitisme p. 100		
		Avril-Mai	Juin-Juillet-Août	Septembre-Octobre Novembre
1948	température modérée, humidité élevée	0,4	6,0	12,2
1949	été chaud et sec	2,1	3,1	10,3
1950	été chaud et sec	3,1	3,2	9,9
1951	température modérée, humidité élevée	2,2	5,0	26,5
1952	été chaud, extrêmement sec	6,7	1,4	7,4

Ce dernier phénomène caractérise la région méditerranéenne, où chaque année étudiée, nous observons des faits voisins de ceux relevés en 1952 dans le Lyonnais ; cette année-là, l'accroissement du taux de parasitisme automnal a été précédé par une diminution sensible de ce même taux, témoignant de la presque disparition de l'espèce *A. proclia*. Pour tenir compte de la précocité d'apparition, fin mars début avril, de l'Aphélinide au printemps dans la bordure côtière méditerranéenne, nous avons ajouté aux trois périodes définies plus haut, celle correspondant aux mois de février et mars. De ces quatre périodes, la première correspond à l'abondance numérique des individus hivernants et les trois autres, à l'importance successive du parasite par rapport à son hôte pendant l'évolution printanière, estivale et automnale des populations.

Mais au cours de ces diverses saisons, l'abondance numérique des femelles de cette Diaspine varie également. Ces modifications peuvent avoir déjà leur influence propre sur les variations du taux de parasitisme observé toute l'année. Dans le tableau 23, nous avons donc fait figurer pour les années 1955, 1956 et 1957, à côté du taux de parasitisme, le nombre moyen d'hôtes correspondants.

Dans tous les cas, nous observons entre l'automne d'une année et le début de l'année suivante, la baisse du taux de parasitisme due à l'élimination, commune aux deux régions, d'une partie des individus d'*A. proclia* durant la saison hivernale.

Au cours de la période printanière, le taux de parasitisme oscille autour de son niveau hivernal, ceci malgré l'éclosion de la première génération d'*A. proclia*, dont devrait normalement résulter une augmentation du taux de parasitisme, si les adultes trouvent à leur apparition un hôte favorable à la ponte. Mais en avril se situe *la seule discordance* observée entre le cycle du parasite et celui de son hôte. Elle amène les cochenilles les plus précoces à muer en femelles au moment où les adultes d'*Aphytis*

sont déjà sortis en partie. Cette particularité, jointe à l'augmentation, en mai, du nombre de femelles dans les populations, déterminent les variations du taux de parasitisme notées. *Le facteur hôte*, dont la présence reste subordonnée aux données climatiques du milieu, *joue donc, à cette période, un rôle prépondérant* dans la multiplication d'*Aphytis*.

TABLEAU 23

Taux moyen de parasitisme des femelles de Q. perniciosus *par* A. proclia *durant les années* 1955, 1956 *et* 1957. (*Vallée de la Siagne.A.-M.*).

		Février-Mars	Avril-Mai	Juin-Juillet-Août	Septembre Octobre-Novembre
1955	T.p.	9,3	7,5	3,7	22,3
	N.	277,7	408,0	168,5	128,0
1956	T.p.	13,1	14,6	9,8	28,6
	N.	183,0	146,0	104,0	143,5
1957	T.p.	24,6	13,7	17,4	21,0
	N.	91,0	232,0	151,2	89,4

T. p. : taux de parasitisme.
N. : nombre moyen d'hôtes dénombrés, lors de chaque prélèvement de la période considérée.

Par contre, durant tout le reste de l'année, les périodes d'éclosion d'*A. proclia* (au nombre de deux, avec possibilité d'une troisième partielle) s'accompagnent de la présence constante de femelles-hôtes, par suite du chevauchement, plus ou moins étroit chaque année, des générations de Pou de San José.

Entre les périodes estivales et automnales, alors que le nombre moyen de femelles comptées reste voisin, le taux de parasitisme augmente brusquement en fin de saison : il atteint son maximum. Mais en été, nous enregistrons le taux de parasitisme le plus faible qui soit annuellement, sauf en 1957, où les variations faibles enregistrées pourraient être corrélatives de l'importance numérique de l'hôte qui décroît régulièrement depuis le printemps.

Seules, donc, les conditions climatiques estivales (hygrométrie basse, résultant d'une augmentation de température), *néfastes avant tout aux nymphes et aux adultes du parasite, entravent sa multiplication.* Mais à l'automne, l'atténuation de ces conditions entraîne l'accroissement de l'importance numérique du Chalcidien. C'est la plus forte constatée dans l'année. Elle est pourtant insuffisante encore, et inadaptée de ce fait, à limiter d'une façon efficace les pullulations ultérieures de *Q. perniciosus*.

2° *Les « endophages » : variations de leur importance numérique saisonnière.*

L'évolution de l'importance numérique des endophages par rapport à leur hôte-cochenille a été étudiée d'une manière identique.

Cependant, le taux de parasitisme calculé dans ce cas, en l'absence de dissections systématiques de tous les jeunes stades comptés, n'est qu'apparent. Pour réduire la marge d'erreur possible entre les chiffres constatés et l'abondance réelle des parasites, nous avons déterminé le taux de parasitisme pour l'ensemble : deuxièmes stades

larvaires ♀ et ♂ et jeunes femelles, hôtes dans lesquels la présence du parasite se décèle rapidement. Nous omettons les premiers stades larvaires, car leur abondance périodique à diverses époques de l'année, surtout à l'automne, peut modifier, en les amplifiant, les variations imputables à d'autres facteurs. Nous avons groupé les modifications du taux de parasitisme enregistrées et le nombre d'hôtes moyens correspondants dans le tableau 24.

TABLEAU 24

Taux moyen de parasitisme des jeunes stades (2e *stades* ♂ *et* ♀, *jeunes femelles*) *de* Q. perniciosus *par les « Endophages » durant les années* 1955, 1956 *et* 1957 (*Vallée de la Siagne-A.-M.*).

		Février-Mars	Avril-Mai	Juin-Août	Septembre-Novembre
1955	T.p.	12,4	34,9	7,9	31,3
	N.	225	202	220	74
1956	T.p.	4,6	5,4	4,2	18,3
	N.	391	629	205	150
1957	T.p.	6,7	12,6	25,0	31,8
	N.	328	197	134	88

T.p. : taux de parasitisme
N. : nombre moyen d'hôtes dénombrés, lors de chaque prélèvement de la période considérée.

Une première remarque s'impose, c'est qu'en 1957, la diminution progressive du nombre d'hôtes au cours des quatre périodes successives se double, parallèlement, d'une augmentation constante du taux de parasitisme. De plus, à l'automne, où se situe le taux de parasitisme maximum, les populations d'hôtes sont les plus faibles. Ces deux observations semblent indiquer que les variations de l'importance numérique des parasites sont fictives et tiennent, avant tout, à la méthode employée, le taux de parasitisme reproduisant en sens inverse les variations de l'abondance des hôtes.

Les trois années, quel que soit le nombre d'hôtes, nous observons entre les deux premières périodes une augmentation du taux de parasitisme : elle n'est pourtant qu'apparente et due à l'évolution des parasites ; nous verrons, en effet, qu'avril-mai constitue la seule période de l'année, où le taux de parasitisme apparent de ces hôtes rejoint le taux réel.

Partant de cette période, nous enregistrons, au cours de la suivante, pour le taux de parasitisme : en 1955, un brusque abaissement, bien que le nombre d'hôtes demeure sensiblement constant ; en 1956, une diminution à peine visible alors que l'abondance des jeunes stades de Pou de San José diminue fortement, ce qui dénote une multiplication de la part des endophages.

Chaque année, à partir du stock réduit d'individus hivernants, reconnu en avril-mai, la multiplication des endophages est très limitée en été, avant de reprendre à l'automne.

Au cours de l'hiver, nous assistons dans ce cas particulier à une réduction nette de l'importance numérique des endophages, leurs descendants évoluant dans des hôtes qui sont normalement détruits en grande partie par les conditions climatiques. Les individus retrouvés en février-mars sont donc pour la plupart ceux qui, à l'état d'œufs, ont hiverné dans les premiers stades en diapause du Pou de San José et qui

se manifestent par suite de la mue de leur hôte, dans les deuxièmes stades larvaires de la Cochenille. Ces individus évoluant donnent naissance à la première éclosion annuelle des deux endophages, le 10 mai environ pour *A. citrinus*, le 20 mai, pour *P.* « *aurantii* ». Dès ce moment le cycle des deux parasites qui comporte trois générations annuelles avec possibilité d'une quatrième partielle, manifeste une concordance étroite avec celui de *Q. perniciosus*. Vu la présence constante d'hôtes, les variations notées seraient avant tout liées aux données climatiques.

C'est ainsi qu'au printemps, mais surtout à l'automne, saison la plus humide de l'année, l'importance numérique des endophages est la plus forte. En été par contre, le jeu combiné d'une température élevée et d'une hygrométrie faible réduit cette abondance des parasites, qui passe par son minimum annuel.

Dans les conditions particulières où nous l'avons étudiée, la multiplication de ces deux espèces d'Aphélinides se révèle donc comme très limitée, puisque le taux de parasitisme observé ne dépasse pas 35 p. 100 des jeunes stades-hôtes. Comme en plus, sur les premiers stades en diapause, les seuls hivernants, le résultat de la multiplication automnale visible l'année suivante en février-mars au moment de la mue, est une abondance très réduite, nous voyons que l'action de ces deux parasites est insuffisante pour limiter d'une façon satisfaisante les pullulations de leurs hôtes. Néanmoins, vis-à-vis d'*A. proclia*, ces Aphélinides polyphages, par la particularité qu'ils présentent de se retrouver dans les stades hivernants de leur hôte-cochenille, seraient déjà plus aptes à limiter efficacement, sous certaines conditions, les populations des Diaspines.

C'est pourquoi nous avons expérimenté avec deux espèces voisines, endophages également, mais importées, s'attaquant à tous les stades du Pou de San José, l'une polyphage : *Prospaltella fasciata* Malen., l'autre spécifique de son hôte, *P. perniciosi* Tower.

b) Les parasites importés :

1° *P. perniciosi* Tow.

Afin de replacer le parasite et son hôte dans des conditions aussi proches que possible de celles du Lyonnais et du Midi méditerranéen, nous les avons disposés, à l'automne 1958, dans deux localités microclimatiquement définies (Bénassy et Bianchi, 1960) :

— la première, une terrasse exposée au sud, mais ombragée par le couvert d'érables ;

— la deuxième, une serre abri non chauffée, maintenue humide par des arrosages fréquents.

Si nous classons, d'après les températures moyennes mensuelles, ces deux localités vis-à-vis des régions citées et par ordre décroissant depuis mars jusqu'à octobre (tableau 25), la localité « serre-abri » apparaît comme la plus chaude. Elle est suivie, successivement par la « Vallée de la Siagne », la « terrasse » et le « Lyonnais ». Chez ces deux dernières les conditions sont très voisines.

Pour comparer les résultats obtenus avec ceux relatifs aux parasites indigènes, nous avons étudié les taux de parasitisme apparents et réels sur les premiers stades larvaires, les jeunes stades (2e stades ♂, ♀ et jeunes femelles), et les femelles adultes, en séparant, de nouveau, l'année en quatre périodes distinctes et en tenant compte,

dans chacune d'elles, du nombre moyen d'hôtes comptés lors de chaque prélèvement. L'ensemble des observations se trouve résumé dans le tableau 26.

TABLEAU 25

Données climatiques (températures mensuelles moyennes) de deux localités particulières, vis-à-vis de celles observées dans le Bassin méditerranéen et le Lyonnais, de mars à novembre inclus en 1959, *puis en* 1960.

	Mois	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1959	« Serre abri »	14°9	16°7	19°6	21°4	23°5	21°9	20°3	14°8	8°1
	Vallée de la Siagne	11°4	12°6	16°2	19°7	23°0	21°4	19°3	14°8	9°9
	« Terrasse »	11°2	12°8	15°5	20°0	24°1	21°1	19°4	13°3	7°2
	Lyonnais	10°9	12°2	15°2	19°5	23°7	21°0	19°4	12°9	6°7
1960	« Serre abri »	12°3	14°9	19°9	20°6	20°6	19°7	15°6	12°5	9°2
	Vallée de la Siagne	10°4	12°2	16°4	20°6	21°4	20°8	17°6	14°6	11°0
	« Terrasse »	9°7	12°3	17°9	21°0	19°4	19°6	15°7	13°0	9°0
	Lyonnais	9°3	10°9	17°2	19°9	18°4	18°9	15°0	12°1	8°4

TABLEAU 26

Taux moyens de parasitisme apparents et réels des divers stades d'évolution de Q. perniciosus COMST. *par* Prospaltella perniciosi TOW. *dans deux localités différentes du Lyonnais (Saint-Genis-Laval,* 1959)

			Janvier-Mars	Avril-Mai	Juin-Août	Septembre-Novembre
1	Premiers stades	T. A.	0,8	21,0	0,6	0,1
		T. R.	7,6	21,0	19,2	57,2
		N.	422,4	26,6	113,4	285,3
	Jeunes stades	T. A.	69,9	60,6	47,2	50,5
		T. R.	74,5	60,6	55,3	79,3
		N.	352,8	390,2	202,5	185,3
	Femelles adultes	T. A.	42,6	39,3	48,7	55,7
		T. R.	42,6	45,2	52,9	55,7
		N.	21,6	61,0	89,4	23,3
2	Premiers stades	T. A.	0,7	2,9	0,5	3,8
		T. R.	3,8	2,9	11,8	67,3
		N.	321,2	81,6	200,0	199,3
	Jeunes stades	T. A.	49,5	76,7	36,8	69,0
		T. R.	49,5	79,4	50,9	84,5
		N.	395,6	294,4	234,2	262,6
	Femelles adultes	T. A.	37,1	15,5	29,2	33,3
		T. R.	37,1	24,7	40,2	44,4
		N.	26,2	115,6	60,6	28,0

T. A. : Taux de parasitisme apparent.
T. R. : Taux de parasitisme réel.
N. : Nombre moyen d'hôtes.
(1) Localité « Terrasse ».
(2) Localité « serre-abri ».

Quelle que soit la localité, le taux apparent de parasitisme demeure toujours inférieur au taux réel, si ce n'est, selon l'hôte considéré, en fin d'hiver ou au printemps, époque où les populations rendues uniformes au point de vue développement par les conditions hivernales, reprennent leur évolution. Par contre, durant le deuxième semestre de l'année, le chevauchement des générations assure la présence parallèle de tous les stades d'évolution du parasite dans des hôtes-cochenilles identiques. Cette hétérogénéité est à la base des différences constatées. Elles sont faibles dans les jeunes stades et les femelles adultes comme hôtes, mais deviennent très importantes dans le cas des premiers stades de Pou de San José. C'est ainsi par exemple, que l'importance réelle de *Prospaltella* sur cet hôte, atteignant en 1959 à l'automne 57,2 p. 100 des cochenilles comptées sur la « terrasse », n'est pratiquement pas visible (taux apparent : 0,1 p. 100). Un phénomène identique se retrouve, à la même période, dans l'autre localité, où un taux apparent de 3,8 p. 100, en cache un réel de 67,3 p. 100.

C'est à cette époque, en fin de saison, que l'importance réelle du parasitisme plafonne à son maximum dans tous les stades d'évolution de la Cochenille (fig. 40, B).

Sur les « jeunes stades » et les femelles adultes, partant déjà en début d'année d'un stock initial de parasites relativement important dans les deux localités, le bilan de leur multiplication à l'automne laisse apparaître un accroissement limité, si ce n'est sur les « jeunes stades » de la « serre-abri ». Pour ces deux types d'hôtes, il y a plus conservation ou maintien de l'abondance des *Prospaltella*, qu'augmentation véritable de leur importance numérique. Par contre, le taux de parasitisme des premiers stades larvaires, très réduit en fin d'hiver dans les deux microclimats, s'accroît faiblement en cours de saison, pour subir une brusque augmentation à l'automne. Mais l'année suivante, nous assistons à cette même saison à la reconstitution, dans les premiers stades en diapause, comme chez les autres stades-hôtes, du stock initial printanier de *Prospaltella*.

Entre les deux années cependant, l'évolution saisonnière du taux de parasitisme des premiers stades du Pou de San José revêt un caractère différent ; l'augmentation brusque, reportée à l'automne de 1959, fait place en 1960 à un accroissement régulier qui s'amorce au début de juin dans la « serre », à la mi-juillet sur la « terrasse », dû vraisemblablement à la différence existant, entre les deux années, dans le nombre de parasites présents au printemps dans les premiers stades hivernants (observations non encore publiées).

Comme dans les cas observés, les variations de l'importance numérique de *P. perniciosi* sont indépendantes du nombre d'hôtes, l'abondance du parasite est donc régie par les seules données climatiques.

Dans les conditions expérimentales dans lesquelles nous nous sommes placé en maintenant l'hygrométrie forte, nous avons laissé à la température seule le rôle primordial.

Après avoir déterminé le nombre d'individus capables d'assurer la multiplication de l'espèce au printemps, en éliminant plus ou moins complètement (tableau 27) durant l'hiver, les parasites non localisés dans les premiers stades en diapause du Pou de San José, elle conditionne le cycle de l'espèce parasite. Celui-ci comporte, sur la « terrasse », quatre générations, la dernière demeurant aléatoire selon les années et cinq, dans la « serre abri », avec possibilité, pour la dernière, de n'être que partielle dans cette localité.

TABLEAU 27

Mortalité hivernale des stades post-embryonnaires âgés (Vieilles Larves et Nymphes), de Prospaltella perniciosi *dans deux localités du climat lyonnais.*

		1958-1959					1959-1960			
		25/11	31/12	22/1	25/2	10/3	20/11	8/12	23/1	9/3
« Serre »	V. L.	36,3	57,8	67,8	87,5		50,0	38,3	73,3	
	N.	34,9	76,0	84,6	79,4	89,2	18,5	73,5	35,5	89,0
« Terrasse »	V. L.		63,6	64,1	90,9			60,0	33,3	28,5
	N.		74,0	81,2	91,0			85,8	58,8	94,1

Nous devons remarquer que *dans les deux microclimats, le cycle de* P. perniciosi *observé permet au parasite d'étendre son activité,* et par là même de se multiplier, *sur une période plus longue que celle dont dispose son hôte pour accroître sa densité.*

En effet, l'éclosion, échelonnée sur une quinzaine de jours environ, des adultes issus des œufs de l'Aphélinide hivernant dans les premiers stades en diapause du Pou de San José s'achève au moment où débute la parturition chez la Cochenille, fin avril dans la « serre-abri », fin mai sur la « terrasse ». Mais à l'automne, l'éclosion de *P. perniciosi* se prolonge encore, après que la sortie des néonates les plus tardives est achevée. Cette évolution tardive du Chalcidien, aux dépens d'une population hôte dont l'accroissement est terminé, se manifeste dans l'augmentation du taux de parasitisme constatée sur chaque stade. Elle est visible en particulier sur les premiers, où l'importance du parasitisme atteint 79,8 p. 100, le 6 octobre 1959 sur la « terrasse » et 71,8 p. 100 le 4 novembre sous l'abri vitré (fig. 40 B).

La baisse du taux de parasitisme constatée en été sur les jeunes stades hôtes tiendrait avant tout à la difficulté relative présentée par le parasite à s'accroître pendant l'époque où son hôte est le plus actif.

Cette particularité se retrouverait chez les « endophages » indigènes, où la baisse du taux apparent de parasitisme constatée en été sur les jeunes stades en 1955 et en 1956, doit s'interpréter comme due au déséquilibre intervenant entre la multiplication de l'hôte et de ses parasites sous l'influence des fortes températures de cette période. Mais à l'inverse du cas précédent, par suite vraisemblablement de leur cycle différent, le déséquilibre constaté entre le Pou de San José et ses parasites ne peut être compensé à l'automne.

Chez P. perniciosi, *la conservation de l'espèce dans les premiers stades hivernants de l'hôte et les particularités du cycle* permettent dans tous les cas le maintien, d'une année sur l'autre, d'une très forte population de parasites (fig. 41).

2° *P. fasciata* Malen.

Étudié dans les mêmes conditions que l'espèce précédente, cet Aphélinide polyphage manifeste, dans son évolution, une indépendance complète vis-à-vis du développement de son hôte.

Celui-ci n'intervient pas, en effet, pour régulariser le cycle de son parasite en

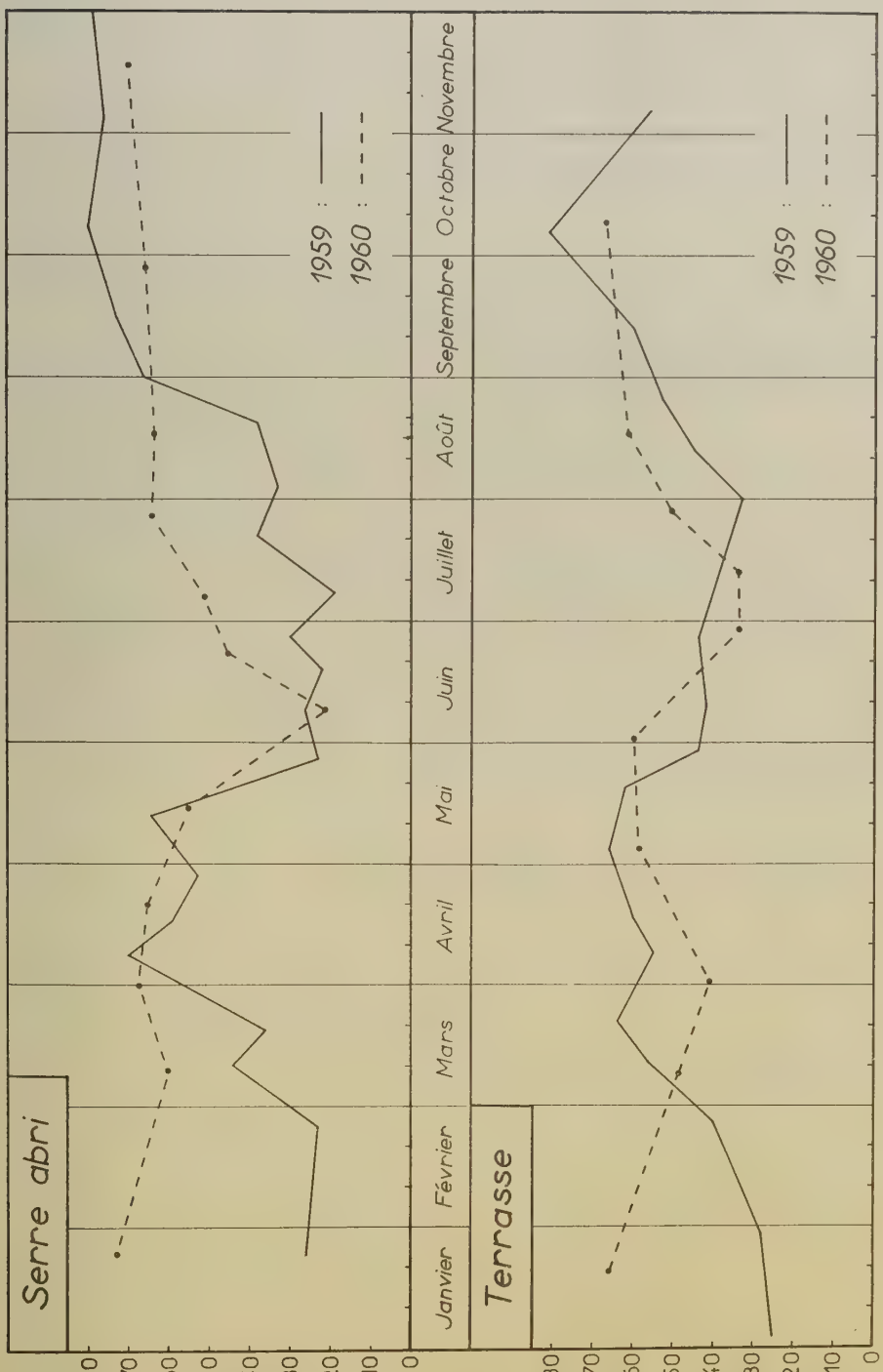

FIG. 41. — *Evolution comparée de l'importance relative de* P. perniciosi Tow. *vis-à-vis de son hôte (représenté par le taux de parasitisme), dans deux localités du Lyonnais, les deux années 1959 et 1960. Le taux de parasitisme après une baisse accusée au début de l'été, s'accroît dès l'automne.*

lui imposant un stade hivernant typique dans les premiers stades en diapause du Pou de San José. *Les données climatiques régionales fixent seules le cycle du parasite.* Au terme de la saison, les stades post-embryonnaires du Chalcidien se retrouvent donc disposés, selon le microclimat utilisé, dans les premiers ou les deuxièmes stades de la Cochenille. Cette particularité, jointe à la grande sensibilité observée de tous les stades de développement du parasite aux facteurs climatiques durant l'hiver, rend très improbable l'éclosion printanière des adultes de *P. fasciata* dans les conditions régionales du climat lyonnais, sauf dans quelques localités microclimatiquement définies.

C'est le cas de la « serre-abri » et d'une localité constituée par une cage recouverte de mousseline et disposée à l'avant d'un mur exposé au sud. Les deux espèces : *P. perniciosi* et *P. fasciata* ont hiverné dans les deux cas ; dans le premier, nous retrouvons chaque parasite à l'état de jeune larve dans les deuxièmes stades de l'hôte ; dans le second, ce sont les œufs qui ont subsisté dans les premiers stades en diapause.

L'éclosion printanière des adultes les plus précoces de *P. fasciata* survient trois semaines à un mois environ plus tard que celle de *P. perniciosi*, elle se manifeste au cours de la période d'émission des jeunes larves de la Diaspine. Ce retard dans les dates d'apparition printanière des deux espèces, témoigne, puisque nous les avons observées au même stade hivernant, de l'existence d'un seuil de développement différent. Il est plus élevé chez *P. fasciata* et cette particularité a sa répercussion immédiate sur le cycle de cet Aphélinide. Il possède dans la serre, trois générations avec possibilité d'une quatrième partielle, chaque éclosion débutant successivement dans la première décade de mai, au cours de la même période en juillet, environ à la mi-août, et quand elle existe, dans la deuxième décade d'octobre.

c) Conclusions.

Il est intéressant de rapprocher de cette évolution (fig. 42), celle observée pour les « endophages » dans la vallée de la Siagne où, d'après les éclosions enregistrées en cours d'année, *P.* « *aurantii* » demeure l'espèce primordiale par sa présence régulière. Si nous exceptons *A. citrinus*, nous pouvons noter, chez les deux espèces de *Prospaltella*, un cycle identique par le nombre de générations et très voisin par leur date d'apparition. Nous avons vu d'autre part que le taux de parasitisme par les « endophages », observé en fin d'hiver sur les jeunes stades du Pou de San José, correspondait normalement à la manifestation des parasites ayant hiverné dans les premiers stades en diapause de l'hôte. Comme ce taux se révèle très faible les trois années (cf. tableau 24), ceci revient à dire qu'au moment de l'arrêt de développement automnal, peu d'insectes se trouvent localisés dans les premiers stades en diapause, et qu'ils sont plus nombreux, comparativement, dans les autres stades, puisque le taux de parasitisme apparent y avoisine 30 p. 100. *Il n'existe donc pas chez* P. « aurantii » *de stade hivernant aussi net* que chez *P. perniciosi*, bien que l'arrêt de développement de l'hôte à un stade quelconque ait sa répercussion immédiate sur les stades post-embryonnaires de l'hyménoptère.

Cette nouvelle particularité, jointe à celle du cycle défini plus haut, rapproche les deux espèces : *P.* « *aurantii* » et *P. fasciata. Elles auraient des exigences écologiques du*

même ordre, ce qui nous explique que, placées dans des conditions climatiques très voisines, elles puissent réagir d'une manière analogue.

Dans le Lyonnais, ou sur la « terrasse », en effet, *P.* « *aurantii* » n'existe qu'à l'état de traces et *P. fasciata* ne survit pas à l'hiver.

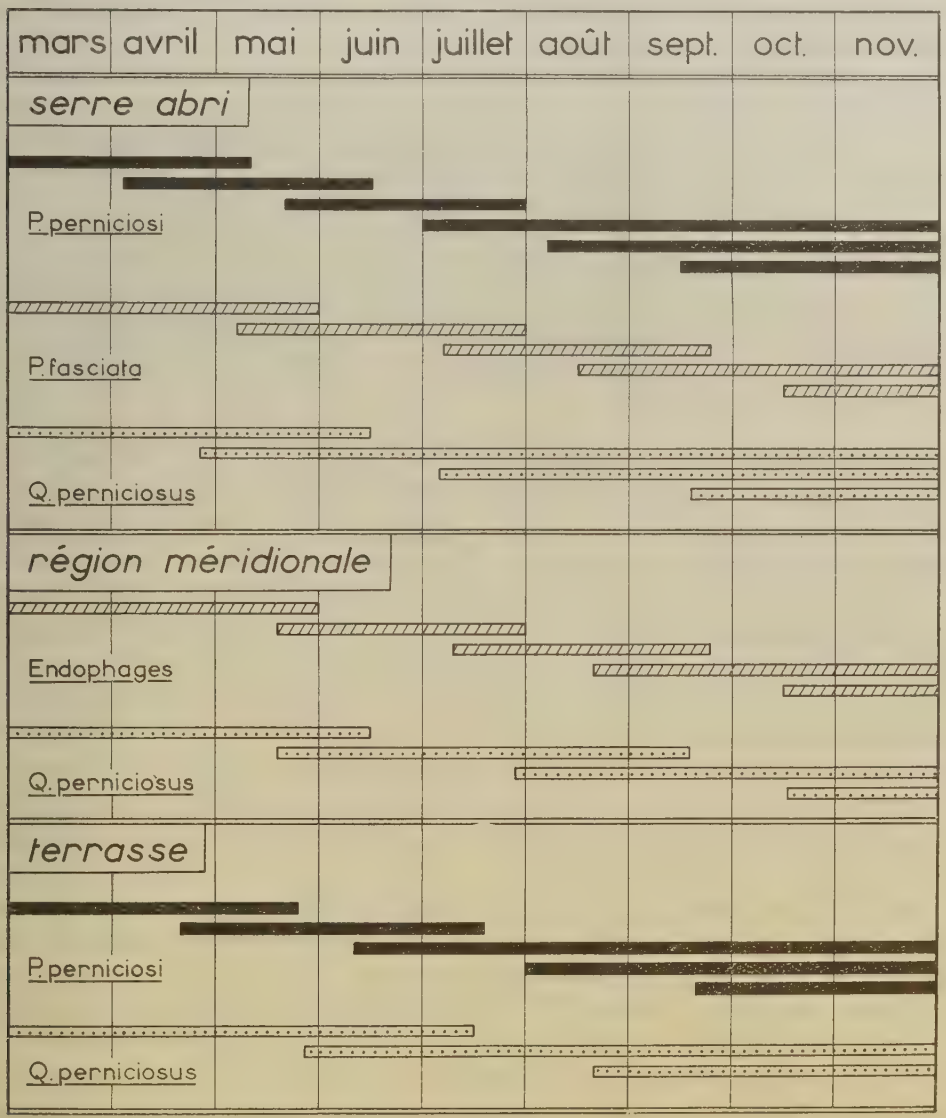

FIG. 42. — *Évolution schématique comparée de* Q. perniciosus *et de ses divers parasites indigènes et importés, dans différentes conditions climatiques.*

En « serre-abri » et dans la Vallée de la Siagne, où chacune se localise toute l'année, leur multiplication à partir du nombre réduit d'individus subsistant au printemps, se révèle limitée. Elle est insuffisante à maintenir en échec les pullulations du Pou de San José, par suite d'un cycle mal adapté à celui de leur hôte, en début de saison.

Par contre, chez *P. perniciosi* dont nous avons rapporté schématiquement (fig. 42),

le cycle par rapport à celui de la Cochenille dans les deux microclimats étudiés et vis-à-vis des deux autres espèces de parasites, nous avons vu déjà que *la conservation de l'espèce* dans les premiers stades en diapause et *l'existence d'une éclosion printanière précoce* qui devance celle de son hôte, plus que le nombre de générations ultérieures constituant le cycle, *apparaît comme primordiale* : elle assure aux Chalcidiens une multiplication satisfaisante capable dans tous les cas de réduire les populations de son hôte-cochenille.

III. — ÉTUDE ÉCOLOGIQUE COMPARÉE DE *PSEUDAULACASPIS PENTAGONA*

Dans l'étude de cette espèce effectuée comparativement entre le Lyonnais et la côte méditerranéenne, nous avons vu (Bénassy, 1958*e*) que des deux facteurs écologiques capables de réduire les populations de *P. pentagona*, mortalité naturelle et parasitisme, le dernier présente le maximum d'intérêt, par suite de l'action généralement limitée du premier.

A. — La mortalité naturelle.

La mortalité naturelle se répartit annuellement, comme chez les Diaspines précédentes, en trois périodes distinctes.

Les deux premières concernent l'hiver, la troisième se situe en été, et, dans chaque cas, la mortalité présente un aspect identique ; elle devient comparable de plus en été dans les deux régions.

Elle se révèle faible et relativement stable au cours de la première partie de la saison hivernale. Elle accuse ensuite une nette augmentation au seuil du printemps, période durant laquelle dans les régions méridionales, les insectes ont déjà repris en majorité leur activité, à l'inverse du Lyonnais où ce même phénomène n'intervient qu'un mois plus tard environ. A ce moment, il existe une corrélation linéaire entre la mortalité naturelle frappant les femelles de *P. pentagona* et le nombre de jours où les minima sont inférieurs à 10°C au mois de février. C'est ainsi par exemple qu'au cours de l'hiver 1955-1956, si durant la première partie de la saison le nombre de cochenilles mortes atteint 15 p. 100 le 21 janvier à Antibes, 22 p. 100 fin décembre à Saint-Genis-Laval, il passe au seuil du printemps, à 60 p. 100 dans la première région et à 98 p. 100 dans la deuxième.

Cette période post-hivernale offre déjà la possibilité à la mortalité naturelle de réduire l'importance de la contamination printanière initiale, par une action sur les jeunes femelles au sortir de l'hivernation. Dans ces conditions, le nombre d'individus capables de s'assurer une descendance serait plus important dans la zone méridionale que dans le Lyonnais, si ce n'était la présence constante, dans ces deux régions, du parasite spécifique, *Prospaltella berlesei* et celle, plus sporadique, de l'ectophage *Aphytis proclia*.

B. — Le Parasitisme.

La comparaison périodique des populations de *P. pentagona* évoluant dans ces deux régions, nous montre, à côté de la différence de mortalité naturelle déjà citée,

celle touchant l'efficacité du parasitisme par *P. berlesei*. Le rôle limitant de ce dernier s'avère *régulier* dans les régions méridionales. Mais *il demeure toujours aléatoire* dans le Lyonnais, bien que l'importance numérique de *P. berlesei*, vis-à-vis de celle de son hôte, puisse atteindre une forte proportion dans certaines conditions d'exposition notamment (Bénassy, 1957).

Quant à l'action d'*A. proclia, elle est négligeable* dans le Lyonnais et *limitée* en toutes circonstances dans les régions méridionales.

L'étude écologique réalisée nous a montré que les conditions climatiques différentes des deux régions d'observations modifient le cycle de *P. berlesei* à défaut d'une répercussion sensible sur l'évolution de la Cochenille.

Dans le Lyonnais, où le cycle du parasite comporte normalement quatre générations, l'éclosion printanière des adultes, issus des larves mûres ou des nymphes qui hivernent, se situe dans la deuxième quinzaine de mai, période au cours de laquelle la majorité des cochenilles-hôtes ont commencé à pondre. Par la suite, ces sorties d'adultes s'échelonnent d'une façon pratiquement ininterrompue durant tout l'été et le commencement de l'automne, en présentant trois maxima : fin juin, début juillet, au cours de la première quinzaine d'août, puis du 15 au 25 septembre environ pour l'année 1956, par exemple.

La même année, c'est cinq générations qui se manifestent dans la région méditerranéenne. Si le début des quatre dernières se situe aux mêmes dates que celles observées dans le Lyonnais, l'éclosion printanière des adultes marquant le commencement de la première génération annuelle se localise très tôt en saison, dans la dernière décade de mars, période au cours de laquelle l'ovogénèse des femelles présentes n'est pas encore terminée.

Il apparaît donc que l'*efficacité de* P. berlesei *est liée à sa précocité d'attaque* avec, pour résultat immédiat, la suppression en partie ou en totalité de la ponte chez l'hôte et, corrélativement, celle de la descendance.

Pour s'en persuader cependant, nous avons modifié intentionnellement le milieu d'évolution de la Cochenille et de son parasite en utilisant à Antibes l'artifice d'une cage recouverte d'un grillage métallique à mailles fines, coiffant des mûriers contaminés par *P. pentagona*.

La première année, les observations sont faites sous cages, et la deuxième, à l'air libre. Dans l'un et l'autre cas, l'importance des cochenilles attaquées par les deux parasites en présence (*P. berlesei* et *A. proclia*), demeure voisine toute l'année. Dans le premier cependant, le parasitisme n'apporte aucune limitation notable des pullulations, tandis que dans le second, à l'automne, la Cochenille a pratiquement disparu.

Nous avons résumé (tableau 28), l'importance des femelles adultes de *P. pentagona* attaquées par *Aphytis proclia* (parasitisme réel), et *P. berlesei* (parasitisme apparent), en distinguant les taux moyens de parasitisme observés au cours des quatre périodes définies, comme précédemment, dans l'année.

Il est à remarquer que l'importance du parasitisme des femelles adultes de *P. pentagona* attaquées par *P. berlesei* demeure constante d'une période à l'autre, les deux années d'observations ; le taux de parasitisme avoisine 30 p. 100.

Par contre, le nombre maximum de cochenilles attaquées par *A. proclia* se manifeste aux deux périodes les plus humides de l'année, au printemps d'abord, puis à l'automne. Mais les chiffres atteints ne dépassent pas 25 p. 100. Néanmoins,

cette augmentation du nombre d'individus attaqués par l'ectophage entre la fin de l'hiver et le début du printemps sous l'effet des conditions climatiques, n'est rendue possible que par la présence constante d'hôtes favorables à la ponte, lors de l'éclosion des adultes d'*A. proclia*. En effet, la multiplication de ce même Aphélinide, évoluant dans des conditions de milieu identiques, mais aux dépens du Pou de San José, hôte à cycle différent, demeure, à la même période, beaucoup plus réduite ; le taux du parasitisme moyen, nous l'avons vu, se maintient à son niveau hivernal ou accuse, par rapport à celui-ci, une baisse sensible.

TABLEAU 28

Taux moyens de parasitisme des femelles adultes de P. pentagona *par* Aphytis proclia Wlk *et* Prospaltella berlesei How (*Antibes*).

		Février-Mars	Avril-Mai	Juin-Août	Septembre-Novembre
Aphytis proclia	1955	14,8	20,1	8,2	15,1
	1956	12,4	24,8	15,1	22,3
Prospaltella berlesei	1955	24,8	26,0	29,0	27,6
	1956	25,4	31,1	29,0	23,7

— dans le cas d'*Aphytis proclia*, le taux de parasitisme est réel ; il n'est qu'apparent pour *Prospaltella berlesei*.
1955 : sous cage.
1956 : à l'air libre.

Ces variations de l'abondance d'*Aphytis* vis-à-vis de son hôte restent comparables les deux années, où la modification des conditions de milieu n'ont eu aucune action sur le cycle évolutif de l'hyménoptère. Il manifeste successivement trois générations avec possibilité, à l'automne, d'une quatrième partielle.

Tel n'est plus le cas pour *P. berlesei*. Les conditions différentes obtenues au cours des années 1955 et 1956, modifient son cycle évolutif. Elles lui permettent l'apparition de cinq générations à l'air libre, pour quatre seulement sous cage et, dans l'un et l'autre cas, les dates d'éclosions successives des adultes de *Prospaltella* sont à rapprocher étroitement des observations faites dans les deux régions : méridionale et lyonnaise. Comme les caractéristiques biologiques, des adultes printaniers, rapportées par ailleurs (Bénassy 1958), sont identiques dans les deux régions, l'efficacité parasitaire enregistrée dans le Bassin méditerranéen tient donc avant tout à l'existence de cette éclosion printanière précoce qui devance celle de son hôte : elle assure au Chalcidien une multiplication satisfaisante capable de réduire les populations de la Cochenille du mûrier.

IV. — CONCLUSION RELATIVE A L'IMPORTANCE DE L'ACTION DES DIVERS FACTEURS ANALYSÉS

Chez trois Diaspines voisines, contaminant des espèces végétales fruitières, *A. rosae*, *Q. perniciosus* et *P. pentagona*, l'analyse de leurs pullulations respectives nous a montré qu'elles sont le résultat final de l'action combinée d'un ensemble de facteurs, souvent antagonistes.

Les uns d'ordre biologique, liés à la Cochenille elle-même, sont généralement favorables à sa multiplication. Mais celle-ci peut se trouver modifiée dans un sens ou dans l'autre par les conditions écologiques qui entourent l'insecte, lorsque celui-ci est replacé dans son milieu naturel où le climat et les ennemis interviennent, chacun à leur manière. pour entraîner les variations observées dans l'abondance numérique des trois espèces étudiées.

Elles possèdent une biologie identique. Leur cycle évolutif comparable suit le schéma classique qui veut qu'après leur fixation au stade jeune larve et deux mues successives, les insectes deviennent adultes dans la lignée ♀. Mais dans la lignée ♂ une mue supplémentaire, la troisième, intervient pour libérer un adulte ailé, car ces cochenilles sont toutes bisexuées.

En l'absence d'individus ♂, les femelles vierges présentent des troubles physiologiques dont la manifestation la plus visible est d'abord une déformation du corps qui devient gonflé, distendu, ovoïde, souvent de couleur plus claire que chez la femelle normalement fécondée. C'est le cas surtout chez *Q. perniciosus* et *P. pentagona*.

A cette distension de l'insecte, peu visible chez *A. rosae*, s'ajoutent chez *P. pentagona*, espèce la mieux étudiée, des malformations du bouclier protecteur frappant, à la fois, sa structure et sa forme. Elles sont dues à la suppression plus ou moins partielle de l'excrétion, accompagnée d'une modification du comportement de la femelle, par inhibition des possibilités de se déplacer autour de son rostre.

L'accouplement est nécessaire à l'obtention d'une ponte normale. Différé, il se traduit chez *P. pentagona* par une modification du sex-ratio en faveur des ♂, par suite de l'existence du phénomène cytologique amenant l'élimination du chromosome paternel et qui frappe un nombre croissant de femelles à mesure de leur vieillissement.

Les modalités de la ponte (nombre d'œufs ou de descendants) restent spécifiques, sur un hôte donné, de chacune des espèces considérées. *P. pentagona* apparaît comme la plus prolifique ; viennent ensuite *A. rosae* et *Q. perniciosus*. Mais ces Diaspines peuvent manifester, dans leur milieu naturel, une capacité de ponte variable, en fonction de l'espèce ou du temps.

Dans la bordure côtière méridionale, *P. pentagona* pond à chaque génération, un nombre d'œufs comparable toujours supérieur à celui observé parallèlement dans le Lyonnais. Mais la ponte d'*A. rosae*, plus forte au printemps qu'en cours de saison, se révèle également différente, en fonction du microclimat d'observations : le nombre d'œufs émis est, en effet, plus élevé durant toute l'année dans la localité humide et fraîche.

Une telle variation, liée au milieu, dans le nombre d'œufs pondus, offre déjà à l'espèce intéressée, à l'exclusion de tout autre facteur limitant, une possibilité différente d'accroissement.

L'action conjuguée du comportement des jeunes larves et des conditions extérieures détermine la dispersion de chacune des espèces dans le voisinage immédiat de leur point d'éclosion, donnant à chaque population son caractère particulier.

Étudiées dans leur milieu naturel, *ces trois Cochenilles présentent un polyvoltinisme sous la dépendance des conditions climatiques annuelles ou régionales.*

Leur cycle évolutif comporte deux à trois générations successives, la dernière n'étant parfois que partielle. *L'action des conditions microclimatiques locales amplifie les variations*, déjà existantes à l'échelle individuelle, en modifiant l'importance

numérique des insectes capables de réagir aux données climatiques. Il en résulte en général :

— soit l'étalement du cycle évolutif, ce qui conduit à l'échelonnement des sorties, puis au chevauchement plus ou moins net et rapide des générations successives ;

— soit une augmentation de l'importance du phénomène de la diapause frappant les premiers stades larvaires d'*A. rosae* et de *Q. perniciosus*, espèces à cycle évolutif identique par le nombre et les dates d'apparition des générations successives. Certaines années la diapause, qui intervient normalement lors de la deuxième génération, peut se manifester déjà sur les individus de la première, ce qui interdit à une fraction numérique plus ou moins importante des populations, tout accroissement ultérieur.

Malgré le parallèlisme étroit existant entre le développement de ces deux Coccides, chaque insecte garde pourtant son évolution propre. Elle le conduit chez *Q.perniciosus* à une hivernation caractéristique, au premier stade larvaire, tandis que chez *A. rosae*, cette même hivernation peut avoir lieu à d'autres stades. Chez *P. pentagona*, c'est la jeune femelle fécondée avant l'hiver qui représente le stade hivernant caractéristique.

Chez ces espèces à stade hivernant bien marqué, tous les individus ne l'ayant pas atteint à l'automne sont éliminés durant l'hiver. Par contre, chez *A. rosae*, les conditions climatiques défavorables amènent, le plus souvent, un arrêt passager de l'activité. Elle reprend au printemps par la poursuite, soit du développement larvaire, soit d'une ponte déjà commencée. *La mortalité naturelle, due aux conditions climatiques*, apparaît donc comme l'un des facteurs susceptibles de réduire les populations de cochenilles avant le printemps. Mais, *l'ampleur de son action reste conditionnée*, pour des données climatiques comparables, *par l'homogénéité ou non autour du stade hivernant* des populations de Coccides à l'automne : leur aspect, à cette date, est le résultat de l'action des conditions climatiques régionales et locales ayant présidé au développement de l'insecte en cours de saison.

Pour les trois espèces, si l'on ne tient compte que des stades hivernants, leur mortalité naturelle demeure faible chaque année, durant la première partie de l'hiver. Elle n'accuse une brusque augmentation qu'au moment de la reprise d'activité des insectes, qui se manifeste plus ou moins tôt selon les régions. Néanmoins, nous avons vu que l'action de ce facteur saisonnier, malgré son importance possible (c'est le cas pour *P. pentagona* évoluant dans le Lyonnais en 1956), est insuffisante pour limiter d'une façon nette et constante la multiplication des Diaspines.

L'étude de la mortalité estivale, frappant les larves néonates à l'éclosion ou les jeunes stades fixés, conduit à des conclusions identiques. Dans le cas d'*A. rosae*, cependant, l'action directe des conditions estivales, faible en général, se voit précédée d'une mortalité d'un tout autre ordre, non sélective, frappant indirectement tous les stades fixés et due au dessèchement du végétal-hôte. Celui-là intervient chaque année à la même période, en juin-juillet. Nous avons vu son rôle dans la réduction saisonnière des populations d'*A. rosae*, du fait de la dispersion limitée des jeunes larves à l'éclosion et évalué aussi son action néfaste vis-à-vis des microhyménoptères parasites, dont il entrave la multiplication, et par là même l'action.

Ces ennemis naturels, autres facteurs du milieu, se retrouvent au contact des trois Cochenilles considérées. L'étude successive de l'importance numérique de chacun d'entre eux, vis-à-vis de leur hôte, nous a montré la grande diversité de leur action du fait d'une multiplication variable, *régie par deux types de facteurs complexes* :

le facteur « climat » et le facteur « hôte », lui-même soumis à l'action du premier, sans oublier l'action primordiale jouée dans le cas d'A. rosae, nous venons de le voir, *par le végétal-support.* Au cours de ces observations, divers phénomènes biologiques se sont renouvelés parallèlement dans les biocénoses étudiées. Ils touchent en particulier la ponte, l'interdépendance ou non de la Cochenille avec ses parasites, le parasitisme secondaire et la compétition, pour un même hôte, de quelques-uns des Aphélinides entre eux.

C'est pourquoi, dans le chapitre suivant, ces différents points sont précisés successivement avant de pouvoir envisager une interprétation générale de l'efficacité parasitaire de ces divers hyménoptères, en fonction du milieu.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE QUELQUES PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES CHEZ LES PARASITES

De l'ensemble des observations rapportées jusqu'ici se dégage l'idée que les fluctuations les plus importantes dans les populations des trois Diaspines étudiées, sont liées aux caractéristiques de la multiplication de leurs parasites.

En faisant abstraction, pour chaque hyménoptère, de sa capacité de ponte considérée comme spécifique par de nombreux auteurs anglo-saxons — notion qui mériterait aujourd'hui révision depuis l'étude expérimentale récente de LABEYRIE (1960) — la multiplication de chaque parasite est donc conditionnée par la faculté qu'il possède de pondre dans un hôte capable de lui assurer un développement à la fois satisfaisant et complet.

L'hôte intervient dans deux phases primordiales et successives de la biologie du parasite : *le comportement de ponte et la croissance endoparasitaire*. Ce phénomène se renouvelle pour les dix parasites endophages qui se répartissent vis-à-vis des trois Cochenilles-hôtes intéressées.

Il n'est donc pas exclu que, dans son milieu naturel, une espèce donnée d'hyménoptère puisse voir sa descendance entravée par la présence d'une autre, soit que l'un des parasites se développe aux dépens de l'autre, par un phénomène de parasitisme secondaire, soit qu'ils interfèrent entre eux, pour la possession d'un même hôte ; il y a alors compétition.

Compte tenu des quatre points qui viennent d'être mentionnés, nous avons essayé, dans les observations rapportées maintenant, d'analyser, en les précisant, quelques exemples empruntés aux biocénoses étudiées.

A. — Comportement de ponte. Exigences écologiques.

Notre but n'est pas une étude approfondie de l'action de l'hôte sur le comportement de ponte de chaque espèce d'hyménoptère rencontrée. Classant les divers parasites par ordre d'exigences croissantes et de plus en plus précises au point de vue de la localisation, nous avons cherché à dégager chaque fois l'élément clef déterminant chez les uns et les autres le dépôt des œufs, en testant les divers polyphages au moyen de souches de Diaspines variées.

Le comportement de ponte suit, pour toutes les espèces de Chalcidiens étudiés, le schéma général analysé déjà par divers auteurs. Les phases préliminaires à l'acte de ponte, que sont la perception de l'hôte, puis sa prospection, distinguées par LABEYRIE (1960), chez un Ichneumonide (*Diadromus* sp.), ne semblent pas aussi nettes chez les micro hyménoptères parasites de Coccides, où la rencontre avec l'hôte s'effectuerait au hasard.

Néanmoins, dès que la femelle entre en contact avec le bouclier de l'hôte, elle monte dessus et le parcourt en tous sens, tout en le prospectant avec ses antennes. Parvenue sur les bords du bouclier, les antennes perdant contact avec l'hôte, elle opère de brusques changements de direction successifs avant de s'immobiliser pour entreprendre le forage du bouclier, puis le dépôt d'un œuf, selon un processus décrit par MESNIL (1949), dans le cas particulier de *Prospaltella aurantii* HOW.

La seule présence du bouclier ne détermine pas sa perforation : elle s'effectue, indique l'auteur, si l'hôte, même desséché, se trouve dessous. Par contre, le dépôt de l'œuf n'a lieu que dans un tissu vivant. Celui-ci est généralement représenté par la cochenille elle-même ; mais il est fréquent d'observer aussi la ponte dans les larves mûres d'autres Chalcidiens, l'espèce *P. aurantii* intervenant, dans ces conditions, comme parasite secondaire.

Toutes les espèces rencontrées au cours de nos observations sont parthénogénétiques, à l'exception de *Thomsonisca typica* MERCET. Elles sont aptes à pondre dès leur éclosion, si, par le phénomène des « coïncidences » (THALENHORST, 1951), elles rencontrent un stade sensible de l'hôte.

Chez les parasites spécifiques, les deux espèces d'Aphélinides *Prospaltella berlesei* et *P. perniciosi* pondent dès qu'elles sont mises en présence de leur hôte propre, *P. pentagona* et *Q. perniciosus*, présenté à un stade quelconque de son évolution, depuis le premier stade fixé jusqu'à la femelle en cours de ponte ou de parturition. Le même comportement se manifeste pour un hôte fixé indistinctement sur les trois types de végétaux-supports suivants : rameaux de pêchers ou de pommiers, fruits de Cucurbitacées variées (*Citrullus*, *Cucurbita*, *Coloquinthis*), et tubercules de pommes de terre.

Avec *A. aulacaspidis*, autre parasite spécifique, le comportement de ponte se précise. *A. rosae*, seule Diaspine attaquée par cet hyménoptère, ne devient favorable comme hôte que si elle atteint ou dépasse un certain degré d'évolution qui se manifeste dans la lignée femelle au cours du deuxième stade larvaire : le début de l'ovogenèse.

En effet, libérés sur *A. rosae* maintenu au premier stade larvaire par élevage sur fruit de *Cucumis dipsaceus*, les adultes d'*A. aulacaspidis* meurent sans manifester un intérêt quelconque pour les hôtes qui leur sont proposés. Si parmi eux, il en est quelques-uns qui franchissent le seuil de la première mue, nous retrouverons les œufs de l'encyrtide dans les deuxièmes stades larvaires qui ont débuté leur ovogenèse. Elle semble s'extérioriser par le changement de pigmentation générale de l'insecte intervenant à ce moment. De jaune, la cochenille commence à prendre une teinte orangée qui s'assombrit, pour atteindre, à la veille de la ponte, la couleur rouge foncé due à la présence des œufs.

Dans les trois cas cités, la ponte se trouve donc conditionnée, soit par la présence d'une espèce vivante de Coccide, soit, chez une Cochenille donnée, par l'existence d'un stade précis d'évolution.

Chez les parasites polyphages, nous observons des variations du même ordre, bien que le facteur bouclier puisse également entrer en ligne de compte dans le dépôt des œufs, en lui opposant une barrière mécanique.

Nous avons vu par ailleurs (BÉNASSY, 1958 *e*), que des Diaspines élevées sur l'hôte-végétal anormal qu'est le tubercule de pomme de terre, présentent, au-dessus de leur bouclier, une couverture péridermique plus ou moins épaisse arrachée du subs-

trat par l'insecte, lors de la formation de son revêtement protecteur. C'est le cas de *P. pentagona*, de *Q. perniciosus* et d'*A. aurantii*, cité par FLANDERS (1951). Si, dans de tels élevages de *Q. perniciosus* et dans ceux du même insecte réalisés comparativement, sur rameaux de pommier ou sur fruits de *Citrullus vulgaris*, nous libérons, au moment où la cochenille femelle parvient au stade adulte, des individus d'*Aphytis* (*A. proclia*, *A. mytilaspidis* ou *Aphytis coheni* (1)), nous observons une ponte immédiate dans les derniers cas : ce sont les élevages où le phénomène de minage dû à la cochenille est inexistant. Par contre, sur pomme de terre, où il atteint son maximum, les adultes d'*Aphytis* meurent sans déposer un seul œuf. Ceci confirme l'opinion de SMITH (1957), qui, étudiant l'action de la plante-hôte d'*Aonidiella aurantii* MASK. sur la reproduction des hyménoptères parasites, attribue à la cuticule du tubercule de pomme de terre l'échec de la ponte des ectophages *Aphytis chrysomphali* MERCET et *A. lingnanensis* COMP., alors que celle des endophages, *Comperiella bifasciata* HOW. et *Habrolepis rouxi* COMP. ne se trouve pas affectée. Ce dernier fait se renouvelle avec *Aspidiotiphagus citrinus*, espèce cosmopolite et *Prospaltella fasciata*. Toutes deux pondent indistinctement, dans toutes les cochenilles vivantes quelqu'en soit le stade, que nous leur avons proposées, dans les différents types d'élevages utilisés.

La seule présence d'une Diaspine vivante provoque donc, chez ces deux endophages, le réflexe de la ponte, précédé, dans les trois types d'élevage considérés, du forage préalable du bouclier de l'hôte. Placé dans les mêmes conditions, le réflexe de ponte est annulé dans le genre *Aphytis*, par suite de l'incapacité que possèdent les espèces observées de traverser la barrière artificiellement confectionnée les séparant de leur hôte vivant. Cette barrière intervient vraisemblablement plus par sa dureté relative que par son épaisseur, puisqu'à taille égale ou plus réduite, les endophages cités la perforent. Ces essais entrepris avec *Parlatoria ziziphi* LUCAS, espèce à bouclier particulièrement dur et résistant au stade femelle, confirment également cette conclusion. Toutes les tentatives faites pour l'offrir comme hôte, soit à *Aphytis coheni*., soit à *Prospaltella fasciata*, se soldèrent chaque fois par un échec, alors que dans les mêmes conditions d'élevage (sur agrumes), les deux Aphélinides cités pondent normalement sur *Chrysomphalus ficus* ASHMEAD et *C. dictyospermi* MORGAN et que *P. fasciata* s'attaque également aux pronymphes ♂ de *Parlatoria ziziphi*.

L'importance du revêtement protecteur de l'hôte, comme agent entravant la ponte du parasite, se manifeste de nouveau lorsqu'on étudie *Arrhenophagus chionaspidis*. Les individus de cette espèce déposent normalement leurs œufs dans les jeunes larves, dès leur fixation ou sitôt après leur première mue.

Pour connaître les limites de leur polyphagie, nous avons présenté aux adultes d'*A. chionaspidis* à l'éclosion, des premiers stades de *P. pentagona* et de *Q. perniciosus* évoluant indistinctement sur tubercules de pomme de terre et fruits de *Cucumis*, et des stades de développement identiques des deux espèces : *Aspidiotus hederae* VALLOT et *A. rosae*, fixées, la première sur pomme de terre et la deuxième sur *Cucumis* (cf. tableau 29). Sur les six possibilités offertes aux adultes d'*A. chionaspidis*, trois se révèlent positives. Nous observons la ponte à la dissection des premiers stades de *P. pentagona* dans les deux types d'élevage et dans ceux d'*A. rosae*. Par contre, aucun œuf n'est décelable dans les premiers stades, soit du Pou de San José, soit d'*A. hederae*.

(1) Cet *Aphytis*, d'une souche reçue d'Israel avait été donné comme *Aphytis lingnanensis*, mais une publication récente (DE BACH 1960) vient d'en faire une espèce nouvelle *Aphytis coheni* n. sp.

TABLEAU 29

*Ponte d'*A. chionaspidis AUR. *en fonction de l'espèce-hôte, dans diverses conditions d'élevage.*

Végétal-support	Diaspine-Hôte	Ponte
Pomme de terre	*P. pentagona*	+
	A. hederae	—
	Q. perniciosus	—
Cucumis dipsaceus	*Q. perniciosus*	—
	P. pentagona	+
	A. rosae	+

Il est à remarquer déjà que les œufs ont été déposés dans les deux seules espèces de Diaspines, pourvues d'un bouclier identique.

Si, poursuivant notre comparaison, nous proposons maintenant au parasite, chez les deux espèces : *P. pentagona* et *A. rosae*, les différents stades successifs de développement suivants : premier stade, 2e stade ♀, 2e stade ♂, jeune femelle, nous observons la ponte dans les premiers et troisièmes stades offerts. Les adultes d'*A. chionaspidis* négligent les deuxièmes stades larvaires ♀ et les jeunes femelles des deux espèces proposées (tableau 30). Seules les pronymphes ♂ (ou deuxièmes stades larvaires ♂), hébergées dans un follicule, permettent, au même titre que les premiers stades, une ponte satisfaisante à *A. chionaspidis*.

Dans tous les cas observés par ailleurs, il existe une corrélation entre l'absence de ponte et la présence, chez tous les hôtes proposés, d'un bouclier de composition identique.

TABLEAU 30

*Ponte d'*A. chionaspidis AUR. *en fonction du stade d'évolution de l'espèce proposée comme hôte.*

	1er stade	2e stade ♀	2e stade ♂	♀
P. pentagona	+	—	+	—
A. rosae	+	—	+	—

Pour nous en persuader cependant, nous avons constitué avec des premiers stades et des pronymphes d'*A. rosae* et de *P. pentagona*, des hôtes particuliers qui empruntaient leur bouclier, non plus à leur propre espèce, mais aux deux voisines *Q. perniciosus* et *A. hederae*. De tels hôtes ne reçurent aucun œuf d'*A. chionaspidis*, dans tous les essais réalisés.

Dans le cas particulier d'*A. chionaspidis, le comportement de la ponte* n'est donc plus lié à un état physiologique précis de l'hôte, mais beaucoup plus à *la capacité limitée que possède cette espèce parasite de perforer ou non le bouclier* de diverses Diaspines, ou des stades successifs d'évolution d'une espèce donnée.

Parmi les autres Chalcidiens rencontrés, nous avons vu le comportement particulier de *Thomsonisca typica* qui localise ses œufs dans le tractus génital des femelles

adultes d'*A. rosae*. Cette particularité très spéciale n'est pas l'apanage de cette seule espèce. Elle est à rapprocher de celles observées chez d'autres Encyrtides, soit par FLANDERS (1939), dans le cas de *Diversinervus smithi* COMP., parasite de *Saissetia oleae* BERN. dont il attaque, chez la jeune larve, le ganglion nerveux, rappelant en ceci les observations de MARCHAL (1906), sur l'évolution des *Platygaster* dans les ganglions cervicaux des Cécidomyies, soit par CLAUSEN (1940) pour les œufs de *Microterys clauseni* COMP. déposés dans le tube digestif de *Ceroplastes floridensis* COMST..

Parmi les Aphélinides, l'espèce *Coccophagus caridei* BRÈTHES présente un comportement différent selon le stade d'évolution de *Saissetia oleae* (FLANDERS, 1952). Dans les jeunes larves, les œufs du parasite se retrouvent dans le tube digestif, mais ils sont pondus dans la cavité générale des femelles adultes de la Lécanine.

Ces exemples très spéciaux de localisation poussée de la ponte chez ces parasites illustrent bien la notion de « *sténo-parasitisme* » proposée par BALACHOWSKY (1938), pour désigner les modalités d'attaque de parasites vivant exclusivement aux dépens d'un stade déterminé de leur hôte.

De tous les cas analysés, il ressort donc que *le premier facteur nécessaire à la ponte est la présence d'une cochenille vivante*. Les polyphages *Aspidiotiphagus citrinus* et *Prospaltella fasciata* l'adoptent immédiatement.

Cependant, le choix de l'hôte pour d'autres parasites peut se doubler d'exigences plus précises : nécessité d'une espèce de Cochenille donnée, quel qu'en soit le stade (c'est le cas pour *P. berlesei* et *P. perniciosi*), présence d'un stade précis d'évolution, chez des Diaspines voisines (pour les espèces du genre polyphage *Aphytis*) ou dans une espèce donnée (cas d'*A. rosae* et de son parasite *A. aulacaspidis*). Les caractéristiques de l'hôte favorable à la ponte, d'ordre interne et physiologique dans tous les cas, cèdent à celles liées à l'aspect du bouclier de la cochenille, l'importance déterminante dans le choix des autres parasites étudiées. C'est le cas chez *A. rosae* et *P. pentagona* vis-à-vis d'*A. chionaspidis* ou chez *Parlotaria ziziphi* par rapport aux divers Chalcidiens considérés.

Cette limitation de la polyphagie d'un Chalcidien du fait de l'impossibilité qu'il manifeste d'atteindre son hôte, est à rapprocher de celle mentionnée par FERRIÈRE et FAURE (1924), chez *Trichogramma evanescens* WESTW., où la dureté des téguments de certains œufs lui interdit toute action.

La ponte une fois effectuée, l'œuf se trouve lié à son hôte. Selon les circonstances, ce milieu d'évolution peut être favorable ou non au parasite en lui permettant, dans le premier cas, un développement harmonieux ou le vouant, tout au contraire dans le second, à l'élimination à brève échéance.

B. — Déterminisme de la croissance endoparasitaire.

Dans le chapitre premier consacré à la biologie des hôtes, nous avons montré l'intérêt des modifications du développement apportées par l'alimentation, chez les Diaspines, en procédant à des élevages sur des supports-végétaux variés. Nous allons voir que l'étude des étroites corrélations existant entre le développement de l'hôte et celui de son parasite est facilitée par l'utilisation de ces divers types d'élevages.

Sur *Cucumis dipsaceus*, *A. rosae* en général se fixe et ne pousse pas plus avant son développement. Dans de tels hôtes, *A. citrinus* et *A. chionaspidis* pondent nor-

malement, mais la croissance des jeunes larves écloses se trouve inhibée. Elles restent vivantes pourtant dans leur hôte, qui acquiert un aspect boursouflé, distendu. Tous deux se maintiennent ainsi jusqu'au dessèchement complet du fruit, marquant la fin de l'expérience qui, dans les cas les plus favorables, se prolongea pendant 90 jours. Seules les quelques rares cochenilles qui, dans ce type d'élevage, atteignent le deuxième stade larvaire, permettent aux jeunes larves des deux parasites de reprendre, puis de terminer leur évolution.

Chez *A. aulacaspidis* un fait identique intervient. Nous avons vu que l'adulte pond indistinctement dans les deuxièmes stades larvaires ♀ ou dans les femelles adultes. Ces premiers hôtes assurent à l'œuf de l'Encyrtide un début de croissance : l'œuf éclôt, la jeune larve commence à se développer, puis s'arrête après la deuxième mue. La reprise de l'évolution, bloquée ainsi au troisième stade larvaire dans les deuxièmes stades de l'hôte, reste subordonnée à la mue de ce dernier en jeune ♀. Par contre, l'œuf déposé dans la femelle adulte d'*A. rosae* possède une évolution continue.

De même, chez *Pteroptrix dimidiatus*, dont l'œuf est fréquemment pondu dans les deuxièmes stades d'*A. rosae*. L'achèvement complet de l'évolution du parasite dans la lignée femelle de la Cochenille, reste conditionné par la mue chez l'hôte, du deuxième stade larvaire en jeune femelle. Dans la lignée mâle, l'œuf éclôt, la jeune larve se développe, mais elle n'atteint pas la maturité. Dans tous les cas observés, elle meurt très rapidement en entraînant le dessèchement complet de son hôte. Une évolution voisine s'observe pour les œufs d'*A. chionaspidis*, obtenus expérimentalement dans les pronymphes ♂ de *P. pentagona*. L'œuf éclôt, la jeune larve évolue jusqu'à la maturité sans parvenir cependant à franchir le seuil nymphal. La mort intervient alors en entraînant le dessèchement de l'hôte.

Exception faite de ce dernier cas, parmi les autres analysés, *la présence d'un hôte vivant, en cours d'évolution continue*, permet aux divers parasites une croissance normale. *L'arrêt de développement* obtenu chez l'hôte par un changement du végétal-support *a sa répercussion sur le parasite*, spécifique ou non : la croissance de celui-ci s'arrête. Elle ne peut reprendre que sous l'*influence d'une stimulation physiologique liée au franchissement d'un nouveau stade d'évolution de la Cochenille*. Si la ponte du Chalcidien a lieu dans celui-ci, la croissance du parasite s'effectue normalement.

Cependant, cette influence du développement de l'hôte sur celui de son parasite présente, à travers les diverses espèces étudiées, quelques différences sensibles.

Le synchronisme le plus parfait, tel qu'il est décrit par Salt (1941), se révèle chez *P. dimidiatus*. L'espèce possède, comme son hôte, une génération annuelle quand elle évolue sur *Q. ostreaeformis* ou sur *E. leperii*, espèces toutes deux monovoltines (Marchal, 1909). Par contre, elle manifeste, nous l'avons vu, deux générations avec la possibilité d'une troisième plus ou moins partielle, certaines années, suivant les caractéristiques du cycle évolutif d'*A. rosae*, dont le polyvoltinisme est sous la dépendance étroite du climat.

Malgré l'apparition de *P. dimidiatus*, en fin de juillet dans les deux cas, l'éclosion des parasites de la génération ultérieure reste conditionnée par l'évolution particulière à chaque hôte. Dans le premier cas, avec *Q. ostreaeformis*, cette éclosion n'a lieu que l'année suivante à la même date, mais elle est possible dès l'automne avec *A. rosae*. Cette particularité est à rapprocher des observations de Schneider (1950*a*), portant sur le parasitisme de divers Syrphides par *Diplazon fissorius* Grav. L'œuf de l'Ichneumonide

une fois pondu, éclôt, mais la jeune larve, dont le développement se trouve bloqué au premier stade, ne reprend son évolution qu'au moment de la formation de la pupe chez son hôte.

Ce temps de latence, séparant deux phases successives d'évolution du parasite, est imposé par l'hôte : il varie selon les espèces envisagées en fonction des caractéristiques de leur cycle biologique. Il est donc réduit dans un hôte polyvoltin, tel qu'*Epistrophes balteata* Fabr. et peut atteindre par contre neuf mois chez *E. bifasciata* Deg., espèce monovoltine pourvue d'une diapause larvaire.

L'influence de la diapause se manifeste également chez les Diaspines et nous avons vu que son existence sur les premiers stades larvaires interdit tout développement ultérieur aux œufs de *P. perniciosi* (Bénassy et Bianchi, 1960), ou aux jeunes larves d'*A. chionaspidis*, jusqu'au printemps suivant. Mais chez les deux Diaspines considérées, à l'inverse du matériel utilisé par Schneider, la levée de l'inhibition du développement des parasites est toujours assurée par le franchissement chez l'hôte, lors d'une mue, du seuil séparant deux stades successifs d'évolution : première mue dans le cas de *P. perniciosi* et d'*A. chionaspidis*, deuxième mue pour *A. aulacaspidis*. L'œuf, déposé alors, dans un deuxième stade ou dans une jeune femelle, permet au parasite un développement continu. Dans ces derniers cas, l'influence de l'hôte revêt un caractère particulier : de totale qu'elle est chez *P. dimidiatus*, elle devient réduite et limitée à un stade. Passée cette période, l'hyménoptère possède une évolution ayant son déterminisme propre, ce qui l'amène à manifester annuellement un plus grand nombre de générations que son hôte-cochenille.

Mais en dehors de l'existence du phénomène particulier de la diapause chez l'hôte, tout arrêt de développement imposé à celui-ci par les conditions extérieures, en particulier en période hivernale, a sa répercussion immédiate sur le parasite quel qu'en soit le stade. Il arrête son évolution pour ne la reprendre qu'au printemps suivant. C'est le cas, en particulier, dans le genre *Prospaltella* avec les espèces *P.* « *auranti* », *fasciata* et *berlesei*.

Des phénomènes du même ordre se retrouvent chez les Diptères Tachinaires, où Biliotti (1955) a mis en évidence que la diapause des chrysalides de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. induit celle de *Phryxe secunda* BB., ce qui confirme d'après l'auteur le rôle joué par les actions humorales dans le déterminisme des arrêts évolutifs, phénomène général souligné déjà par Roubaud en 1924.

Mais l'existence même de ces actions humorales ne semblent pas faire l'accord de tous les auteurs.

En effet, l'influence de facteurs écologiques, tels que la longueur du jour, est invoquée pour expliquer des phénomènes semblables sur *Apanteles* sp. et *Pieris* sp. par Gayspitz et Kyao, cités par Lees (1955), ou par ce dernier auteur reprenant l'interprétation des travaux de Marchal (1936), sur les Trichogrammes. L'auteur anglais attribue pourtant l'effet inhibiteur constaté, d'une année à l'autre, sur le développement du parasite, à l'existence, dans l'œuf de *Cacoecia*, d'une substance de diapause ingérée par la jeune larve au cours de son évolution jusqu'au seuil de la nymphose. Cette substance, détruite au printemps, permet au Trichogramme de reprendre son évolution et d'accéder tout de suite au stade nymphal. Une substance du même ordre intervient dans les cas étudiés par Schneider. Véhiculée dans le sang de l'hôte, elle disparaît chez celui-ci au moment de la pupaison.

La reprise de l'évolution doit donc se trouver directement liée, dans le premier

cas, aux facteurs du milieu essentiellement climatiques, mais elle *reste gouvernée, dans le second, par un facteur biologique propre à l'hôte.*

C'est le cas pour les Diaspines étudiées, puisque, dans les conditions expérimentales dans lesquelles nous nous sommes placé, l'influence des facteurs écologiques n'entre pas en ligne de compte. Cependant, dans les espèces de Syrphes envisagées, la très jeune larve traverse tous les stades larvaires successifs de son hôte sans paraître affectée, sa reprise d'activité n'intervenant qu'au moment de la réorganisation générale de l'hôte dans la pupe en formation. Chez les cochenilles étudiées par contre, selon l'espèce de parasite considérée, ou l'œuf n'éclôt pas, ou la jeune larve peut atteindre un certain stade avant d'arrêter son évolution.

L'inhibition totale du développement maintenue tout au long de l'évolution larvaire de l'hôte dans le premier cas, fait place dans le second à un phénomène identique, limité cependant à un stade précis de la cochenille, puisque la phase suivante de l'hôte assure au parasite son développement complet.

Cette influence certaine de l'hôte, liée dans le premier cas à l'existence constante d'une substance inhibitrice détruite au moment de la pupaison, *se traduirait* également, dans le second, *par l'apparition d'une substance*, mais d'un autre type. *Diffusant dans l'hôte au moment de la mue*, elle y entraînerait la reprise du développement du parasite, ce qui lui fait attribuer *une action stimulatrice, l'assimilant à une hormone de croissance.*

C. — Parasitisme secondaire.

Dans un essai pour définir exactement les différents types de relations existant entre un hôte et ses divers parasites, Smith (1916), emploie le terme, de « *parasitisme secondaire vrai* » dans le cas d'*une symbiose, où le parasite détruit, par attaque directe, le parasite primaire déjà présent dans son hôte.*

Après lui, tout en se limitant aux complexes évoluant autour des Cochenilles, divers auteurs (Tower, 1914; Taylor, 1935; Flanders, 1936, 1942; Rice, 1937; Clausen, 1940; Mesnil, 1949) ont apporté des exemples de ce phénomène important dans la réalisation raisonnée des équilibres biologiques, puisqu'il peut contrecarrer dans une certaine mesure l'établissement de parasites primaires importés (Flanders, 1944). Ce fut le cas, en effet, pour *Metaphycus lounsburyi* How. introduit en Californie (Smith et Compere, 1920) pour lutter contre *Saissetia oleae* et qui vit très rapidement son action entravée par l'existence d'un autre Encyrtide *Quaylea whittieri* Gir. se développant à ses dépens (Smith et Compere, 1928).

De la comparaison de tous les cas connus à ce jour, il ressort que ce comportement peut être général — l'espèce étant toujours hyperparasite — ou revêtir, par contre, un caractère accidentel. Entre ces deux extrêmes, il en est d'autres chez qui les deux modes de reproduction se côtoient. Dans ce cas, l'espèce normalement parasite primaire s'attaque aux vieilles larves et aux nymphes d'autres Chalcidiens, soit d'espèces voisines, soit de sa propre espèce. Généralement, le résultat de ce comportement est une différenciation des sexes du parasite en fonction de l'hôte attaqué. Pour une espèce donnée, son évolution en tant que parasite primaire conduit à l'éclosion des femelles, mais son développement comme parasite secondaire permet la manifestation ultérieure des mâles.

C'est Timberlake (1913) qui, le premier, a mis en évidence cette particularité chez les Aphélinides. Travaillant avec un endophage *Coccophagus lecanii* Fitch.

parasite de *Coccus hesperidum* L., il a montré que l'attaque directe de cet hôte par son parasite, entraîne l'éclosion des individus femelles, tandis que les mâles se développent en ectophages sur les larves âgées ou les nymphes de deux genres d'Encyrtides : *Microterys* et *Aphycus*.

Ces observations se trouvent confirmées par FLANDERS (1937) qui étudie la biologie du genre *Coccophagus*. La comparaison des faits analysés pour chacune des espèces considérées, révèle une différenciation du sexe obligatoire selon l'hôte adopté. Tandis que les femelles se développent en parasites primaires sans spécialisation appréciable, les mâles eux, à l'exception de ceux des deux espèces *C. ochraceus* HOW. et *C. scutatus* HOW., sont hyperparasites. Si dans la majorité des cas, la larve femelle est endophage, son homologue ♂ peut être endophage ou ectophage, suivant l'espèce envisagée.

Un phénomène identique serait constant dans le genre *Azotus*, où pour chacune des espèces observées à ce jour, les modalités parasitaires revêtiraient quelques légères différences. A l'automne, nous avons vu (BÉNASSY, 1958*e*) que les populations de *P. pentagona* TARG. hébergent, à côté des larves mûres et des nymphes de *P. berlesei* et d'*A. proclia*, des nymphes d'*Azotus perspeciosus* GIR..

Cette espèce présente la particularité de se développer à la fois comme parasite primaire endophage dans les femelles de *P. pentagona* (elles y permettent le développement des individus femelles), et comme ectophage sur les larves âgées d'*A. proclia* où, parasite secondaire, elle assure la descendance mâle de l'espèce.

Pour une espèce indéterminée du même genre, mais ectophage dans tous les cas MESNIL (1949) cite un phénomène voisin, sans mentionner cependant le devenir des individus ayant évolué selon les deux types parasitaires. A l'automne, l'auteur observe la ponte du parasite qui se développe normalement sur les femelles de *Leucaspis loewi* COLV. fixées sur Pins, soit sur les larves âgées de sa propre espèce, soit sur celles d'*Aphytis mytilaspidis* LE BARON.

Sur la biocénose entourant *Leucaspis pini* HARTIG constituée par deux espèces de *Prospaltella* : *P. leucaspidis* MERCET (♀), *P. aspidioticola* MERCET (♂ et ♀), *Anthemus leucaspidis* MERCET (♂ et ♀), *Azotus pinifoliae* MERCET (♂ et ♀), et *Aphytis mytilaspidis* LE BARON, l'interprétation d'observations régulières réalisées depuis 1957 par échantillonnage échelonné conduit à reconnaître à *Azotus pinifoliae*, une biologie semblable à celle des espèces précédentes : parasitisme primaire aux dépens de *L. pini*, et secondaire vis-à-vis des stades post-embryonnaires d'*A. mytilaspidis* (résultats non encore publiés).

Quant à l'hyperparasitisme de type accidentel, vu par TAYLOR (1935), chez les espèces *Physcus varicornis* var. *intermedia* GAHAN et *Casca parvipennis* GAHAN attaquant les individus de leur propre espèce et, en plus pour la seconde, ceux d'espèces de genres variés (*Comperiella*, *Aspidiotiphagus*, *Physcus*), nous l'avons observé chez *Aspidiotiphagus citrinus* CRAW. (BÉNASSY, 1956) aux dépens des larves âgées de *P. dimidiatus* et de deux espèces d'Encyrtides : *A. aulacaspidis* BRÈTHES et *A. microphagus* MAYR. toutes trois parasites primaires d'*A. rosae*. Ce phénomène qui aurait lieu, d'après l'auteur américain, lorsque l'insecte délaissant ses hôtes normaux de taille moyenne ou petite s'attaque au hasard à de plus gros, donne naissance à des mâles dans le cas des deux premières espèces mentionnées. Il est vraisemblable que l'on obtient un résultat identique chez *A. citrinus*, bien que nous n'ayons observé que des femelles dans cette espèce, jusqu'à ce jour.

Cette particularité biologique de se développer en tant que parasite secondaire, existe d'une façon constante chez certaines espèces. Chez d'autres, normalement parasites primaires, ce phénomène revêt un caractère accidentel. L'évolution de l'œuf pondu dans ces conditions conduit toujours à l'apparition des mâles. Cette différenciation biologique des sexes, due au milieu d'évolution de l'œuf du Chalcidien, se manifeste précocement chez les *Coccophagus*, puisqu'à l'éclosion les jeunes larves possèdent déjà une morphologie dissemblable.

D. — Compétition pour la possession d'un même hôte.

La compétition observée entre divers parasites primaires pour la possession d'un même hôte est le résultat du phénomène connu depuis Smith (1910), Imms (1934), sous le nom de *multiparasitisme*. Ces deux auteurs le définissent comme *étant l'attaque simultanée d'un hôte donné par une série d'individus d'espèces différentes, réservant le terme de superparasitisme au cas où ces individus appartiennent à une seule et même espèce parasite*. Sans étudier les phénomènes de *compétition intra-spécifique*, où les mécanismes intimes conduisant à l'élimination des individus en surnombre pour n'en laisser subsister qu'un, sont très variés: cannibalisme (Lloyd, 1940 ; Labeyrie, 1959), réactions phagocytaires de l'hôte (Schneider, 1950*b* ; Labeyrie, 1958), ou arrêts de développement (Daniel, 1932), nous avons constaté l'existence d'une compétition intergénérique et interspécifique, puis observé son résultat en modifiant artificiellement les conditions du milieu physique d'évolution de l'hôte et de ses parasites.

Chez *A. rosae*, nous avons observé au printemps, mais le plus souvent à l'automne, (périodes où les parasites sont les plus nombreux), la présence juxtaposée des trois espèces d'Encyrtides dans les femelles-hôtes. Il s'y ajoute parfois celle des stades post-embryonnaires de *Pteroptrix*. Les parasites s'y retrouvent vivants indistinctement depuis l'œuf jusqu'à la larve à mi-évolution. Passé ce stade de développement, seule la plus âgée achève son évolution, les individus surnuméraires étant voués très rapidement à une mortalité totale que l'on observe à la dissection, par suite de la désorganisation interne caractéristique des larves mortes. Dans tous les cas, un individu unique de l'une quelconque des espèces, éclôt de son hôte-cochenille.

Un début d'analyse des mécanismes amenant l'élimination de l'une ou de l'autre espèce nous est fourni par la compétition opposant deux genres d'Aphélinides parasites de *P. pentagona* et de *Q. perniciosus*, l'un ectophage (*Aphytis*), l'autre endophage (*Prospaltella*).

a) La compétition intergénérique : *Aphytis-Prospaltella* :

Sur le premier hôte, les deux espèces : *A. proclia* et *P. berlesei* se développent aux dépens du stade adulte. Elles y font preuve toutes deux d'une efficacité réduite, qui se traduit par une importance relative d'attaque, avoisinant toute l'année 25 p. 100 dans le cas de la première espèce, et variant selon les échantillons de 25 à 40 p. 100 pour la deuxième. La modification apportée dans le climat ambiant par la suppression de la cage qui recouvrait les mûriers la première année d'observations, conduit *P. berlesei* à manifester son efficacité, par suite d'une évolution différente de celle de l'année

précédente, puisque *Aphytis proclia*, entrant en compétition avec l'endophage, possède comparativement un cycle inchangé les deux années.

Dans les conditions expérimentales utilisées, à date d'éclosion identique, *P. berlesei* se développe plus rapidement qu'*A. proclia* et celui-ci tend à se voir éliminer en fin de saison. Par contre, si les conditions extérieures entraînent un décalage dans les périodes d'apparition des hyménoptères — *P. berlesei* se manifestant plus tard que les adultes de l'ectophage — les deux parasites cohabitent toute l'année sans que l'une des espèces atteigne l'importance numérique capable d'éliminer l'autre. *Un équilibre intervient normalement entre les deux Aphélinides ; il se voit rompu*, au profit de l'une des espèces (ici *P. berlesei*), *par une modification du milieu extérieur*, du fait de la répercussion de ce dernier sur le cycle évolutif de l'insecte.

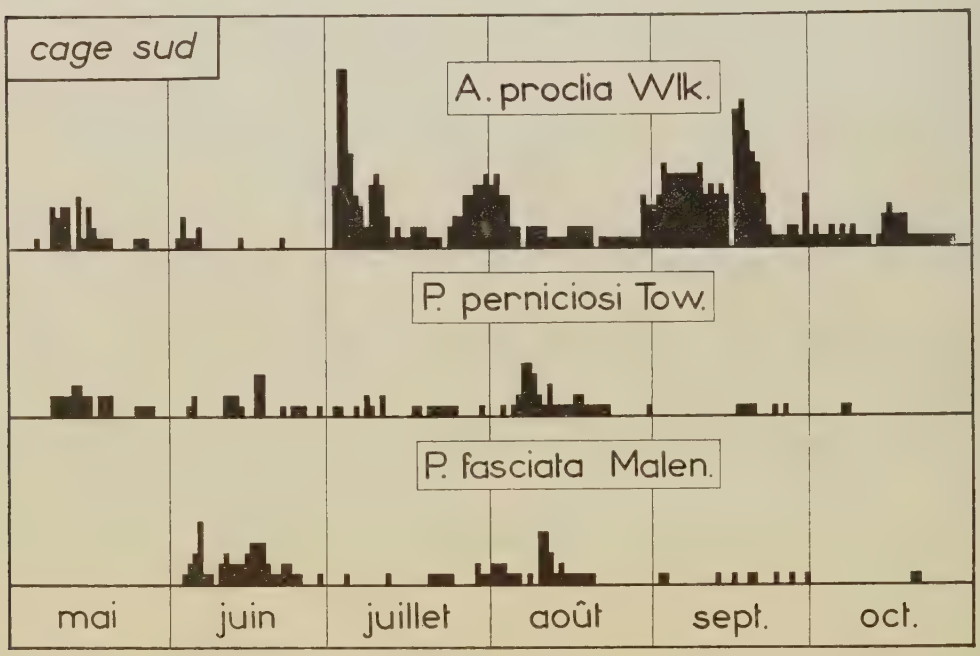

Fig. 43. — *Éclosions comparées des trois Aphelinides* (A. proclia, P. perniciosi *et* P. fasciata) *en compétition pour la possession d'une même espèce hôte :* Q. perniciosus, *évoluant dans un milieu donné* (« *cage sud* »). *Saint-Genis-Laval, 1959*).

Sur *Q. perniciosus*, dans les conditions expérimentales obtenues à l'intérieur d'une cage revêtue de nylon à mailles fines, dite « cage sud », disposée, dans le Lyonnais, à l'avant d'un mur exposé au Sud, nous retrouvons *A. proclia* évoluant concurremment avec les deux espèces, *P. perniciosi* et *P. fasciata*. Utilisant le piégeage journalier comme méthode d'étude (Bénassy et Bianchi, 1960), nous avons représenté le résultat de cette compétition figure 43, en estimant que le nombre d'individus, recueillis quotidiennement sur chaque panneau englué, est le reflet exact au même moment de l'importance numérique de l'espèce considérée.

Entre le début de mai et le début de novembre, alors que les deux espèces de *Prospaltella* ont pratiquement disparu, avant la fin d'août, nous piégeons des adultes d'*A. proclia* chaque jour depuis le début de juillet jusqu'à la fin d'octobre, la période de plus grande densité (témoin d'un début de génération), se situant au début de juillet et durant les deux premières décades de septembre.

Nous assistons à une augmentation constante d'*A. proclia*, doublée de l'élimination progressive et rapide des deux autres espèces d'Aphélinides, à l'inverse de ce que nous avons observé dans la compétition voisine *Aphytis-P. berlesei* avec *P. pentagona* comme hôte.

Reportant ces observations à l'échelle expérimentale, nous avons élevé, comparativement sur chaque Diaspine présentée au stade jeune femelle, l'association *Aphytis*-parasite spécifique.

Ces essais comportaient la mise en élevage commun des adultes de chaque espèce dès leur éclosion et l'examen échelonné de leur descendance par l'observation directe et la dissection des femelles-hôtes.

Le résultat final de ces essais est l'élimination des endophages, par le jeu combiné de deux phénomènes propres aux *Aphytis* : le comportement de ponte et la vitesse d'évolution.

Les adultes d'*Aphytis* sont dotés d'une très grande mobilité les amenant à se déplacer constamment et très rapidement au contact de leur hôte, ce qui a pour effet d'en chasser les adultes de *Prospaltella* qui s'y trouvent, et de limiter déjà la ponte de ceux-ci.

A cette réduction de la ponte s'ajoute une destruction plus ou moins rapide de la descendance au stade larvaire, par suite du dessèchement de la cochenille-hôte. Celui-ci est le résultat avant tout de la différence visible entre les deux espèces dans leur vitesse d'évolution, elle est de 15 à 18 jours pour *Aphytis*, de l'ordre de 25 à 28 jours chez les *Prospaltella*, aux températures moyennes de 25-26°C, pour une hygrométrie de 80 p. 100 environ.

La mutilation de l'hôte qui consiste, pour un grand nombre d'hyménoptères, en particulier *Aphytis*, à perforer leur hôte, sans pour autant y pondre, est une cause supplémentaire du dessèchement des femelles des Diaspines, parasitées ou non par une jeune larve de *Prospaltella*.

Partant des conditions de laboratoire ou de celles voisines de la cage « sud », dans lesquelles *Aphytis* élimine les autres parasites, nous passons donc par l'intermédiaire de la modification apportée artificiellement par l'utilisation d'une cage, où les deux espèces : *Aphytis proclia* et *P. berlesei* se maintiennent associées, à la bordure côtière méridionale, où *P. berlesei* l'emporte sur l'ectophage.

Le sens de la compétition observée entre Aphytis *et* Prospaltella *varie donc, selon le milieu physique d'évolution*, par suite de l'existence chez ces parasites, à côté de leur propre comportement, d'exigences écologiques différentes.

b) La compétition interspécifique : *P. perniciosi-P. fasciata.*

Un exemple nous en est donné par l'étude de la compétition entre les deux espèces parasites endophages de *Q. perniciosus*, que sont *Prospaltella perniciosi* et *P. fasciata.*

Dans un travail antérieur, nous avons vu que, placées toutes deux en élevage expérimental à conditions constantes (26, 27°C.), la deuxième arrive à éliminer la première très rapidement par suite, en particulier, d'un comportement différent : les adultes de *P. fasciata* manifestent une activité beaucoup plus grande, au contact de leur hôte, que ceux de *P. perniciosi*. Ils courrent en tous sens, ces déplacements incessants ont pour effet de limiter la descendance de *P. perniciosi*, en entravant

sa ponte. Par contre, si nous soumettons les deux endophages aux variations climatiques régionales, soit à l'air libre, soit en les amplifiant artificiellement au moyen d'une serre ou d'une cage, *P. perniciosi* reste seul au printemps ou vit dans le deuxième cas concurremment, toute la saison, avec *P. fasciata*.

Ces trois possibilités se manifestant comme précédemment, sous l'effet d'une modification des données climatiques, sont le résultat d'exigences écologiques propres à chaque parasite. Elles se traduisent chez *P. fasciata* par l'absence de stade hivernant typique, une grande sensibilité des stades post-embryonnaires aux conditions hivernales et un seuil de développement plus élevé que celui de l'autre espèce, toutes caractéristiques qui confirmeraient la localisation de *P. fasciata* aux régions méridionales, bien que sa répartition géographique précise nous soit encore inconnue aujourd'hui.

Parallèlement, chez *P. perniciosi*, le seul fait de posséder un stade hivernant typique permet au parasite de se maintenir en toutes circonstances vis-à-vis de l'espèce concurrente, si ce n'est dans le milieu très particulier représenté par celui d'un élevage sous conditions constantes où la diapause de l'hôte n'intervient plus. L'aire de dispersion géographique de *P. perniciosi* le confirme puisque l'on retrouve l'hyménoptère en Extrême-Orient, en U. R. S. S. et sur le nouveau continent.

Ce phénomène de compétition, réglé par les facteurs climatiques, dont le résultat est une répartition différente des espèces en présence, existe également dans le genre *Aphytis* entre les deux espèces *A. chrysomphali* et *A. lingnanensis* évoluant aux dépens d'*Aonidiella aurantii* (De Bach et Sisojevic, 1960). Alors que la sensibilité des stades immatures d'*A. lingnanensis* aux données climatiques de l'hiver, interdit à cette espèce toute installation hors de la zone côtière californienne (De Bach, Fisher et Landi, 1955), dans cette aire de dispersion *A. lingnanensis* présente par rapport à *A. chrysomphali*, espèce indigène, une localisation précise, dans les parties les plus chaudes, laissant à l'autre espèce parasite la colonisation de la bordure côtière plus fraîche à laquelle, d'après les études de laboratoire réalisées, elle semble la mieux adaptée.

En effet, pour *Aphytis chrysomphali*, espèce parthénogénétique, l'évolution à la température de 19°5C, voisine du seuil de développement, permet l'apparition de deux à trois générations supplémentaires annuellement, une longévité des adultes suffisante pour assurer à la ponte son chiffre maximum et par conséquent leur descendance la plus forte. Tandis que dans les mêmes conditions, *A. lingnanensis*, espèce bisexuée, à sex-ratio I : I, possède moins de générations par an, une longévité des adultes réduite limitant l'importance de la ponte, particularités qui, combinées, donnent aux femelles de l'espèce la possibilité d'une descendance tout au plus égale à celles d'*A. chrysomphali*. L'abondance numérique de la population en résultant est alors inférieure ou égale à la population d'*A. chrysomphali*, espèce indigène qui tend dans ces conditions à éliminer l'espèce importée : *A. lingnanensis*.

Au cours de ce chapitre, les diverses particularités retrouvées chez les parasites dans leur relation avec leur hôte, les autres entomophages et leur milieu physique d'évolution donnent un aperçu de la complexité des mécanismes intervenant dans les populations naturelles d'Insectes. *Il ne suffit pas que deux espèces : l'hôte et son parasite, possèdent des aires de répartition saisonnière, écologique et géographique*

identiques, mais ces conditions étant réalisées, *l'action du parasite peut ne pas encore se manifester, s'il existe des entraves éthologiques et physiques à sa ponte, ou physiologiques, entre son hôte et lui, lors du développement* de ses stades post-embryonnaires.

L'action combinée de ces divers facteurs, dans un milieu donné, conditionne donc, pour chaque cas particulier, l'efficacité du parasitisme.

CONCLUSION

EFFICACITÉ DES ENNEMIS NATURELS EN FONCTION DU CLIMAT

« *Bien que la signification relative de la mortalité naturelle attribuable à chacun des facteurs du milieu... soit controversée, il est évident que les insectes entomophages sont des agents de mortalité de première importance* ».

Partant de cette opinion de BURNETT (1959), nous avons axé avant tout ce travail, compte-tenu de l'influence possible des divers facteurs, *sur l'efficacité du parasitisme pour limiter les pullulations de l'hôte.*

La première condition de cette efficacité réside dans *le synchronisme d'apparition, dans l'espace et dans le temps*, du parasite et du stade hôte favorable à la ponte (HOLLOWAY, 1960). Ce phénomène ou « *coïncidence* » au sens de THALENHORST, dû à la répartition parallèle des deux types d'antagonistes associés, *est sous l'étroite dépendance des facteurs du milieu.*

Lorsqu'elle existe, *la vitesse* avec laquelle peut se manifester l'efficacité dépendra de *l'abondance initiale des deux populations en présence* et de *leur interaction durant toute la phase de leur évolution saisonnière*, autres facteurs complexes, régis aussi par le climat.

Notre travail s'est donc effectué en grande partie dans les conditions naturelles.

C'est une étude *bio-écologique* qui se situe entre les deux limites extrêmes que sont : le relevé biocénotique pur et simple, qui réserve à l'observation une place primordiale, pour ne pas dire unique, et l'expérimentation sur modèles de laboratoire qui a conduit parfois à l'élaboration de théories mathématiques, mais qui ignore le plus souvent l'observation et s'avère invérifiable dans les conditions naturelles.

Donnant une part importante à l'observation, nous avons demandé à la biologie des hôtes et des parasites les précisions nécessaires à l'interprétation des faits observés. Nous rejoignons en ceci VARLEY (1957), qui considère que dans les recherches écologiques, la physiologie et le comportement doivent être tout spécialement analysés et BILIOTTI (1958), pour qui « *une grande variété de facteurs aussi bien morphologiques, qu'écologiques, éthologiques ou physiologiques doivent être étudiés pour expliquer le succès du parasitisme* ».

Dans leur milieu naturel, hôtes et parasites subissent parallèlement l'action du climat, reconnue depuis longtemps déjà comme déterminante dans l'abondance et la distribution des insectes (CHAPMAN, 1931 ; BODENHEIMER, 1938), et toujours considérée comme de première importance par les théories récentes (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954).

Des différents facteurs inventoriés par MESSENGER (1959), et susceptibles d'intervenir, nous avons retenu la température et l'hygrométrie, en évaluant successivement le caractère et les limites de leur action, individuelle ou combinée, sur les divers hôtes et parasites.

Ces deux facteurs agissent tout d'abord sur *le comportement des stades actifs des insectes en présence, dont ils gouvernent d'une façon indépendante la répartition dans l'espace.* Nous avons vu que le résultat final de cette action dans le cas d'*A. rosae* est une distribution parallèle de l'hôte et de ses parasites, alors que chez l'espèce *Encarsia formosa* Gah., Burnett (1948) observe une dispersion au contact de l'hôte (*Trialeurodes vaporariorum* Westw.) différente, selon les gradients thermiques et hygrométriques. Ce type d'influence du milieu qui possède une importance réduite, car limitée dans le temps aux seuls stades : « larves mobiles » pour les Diaspines, et adultes pour leurs parasites, détermine cependant l'aspect initial des populations.

Ces dernières, en cours d'année, vont se trouver modifiées, modelées en quelque sorte par leur milieu d'évolution, sous l'action combinée de la mortalité naturelle et du parasitisme.

Selon les années, les saisons, les facteurs climatiques provoquent une mortalité variable des différents stades chez les Cochenilles, selon des mécanismes qui, pour la période estivale par exemple, allient, comme l'a montré déjà Uvarov (1931), hygrométrie basse et forte température.

Dans le cas du parasitisme, l'influence du milieu devient plus complexe, car hôte et parasites s'y développent conjointement. Avec les ectophages, tels ceux du genre *Aphytis*, il y a cependant indépendance entre l'évolution de l'hôte et celle du Chalcidien. Mais avec tous les endophages rencontrés, il existe entre les développements de la cochenille et de ses parasites une association plus ou moins étroite, dont les mécanismes déterminent l'efficacité du parasite intéressé.

Efficacité d'une espèce ectophage (Ex. : *Aphytis proclia* Wlk.).

Étudiée sur *Q. perniciosus* et *P. pentagona* comme hôtes dans diverses conditions de milieu, l'espèce a manifesté une efficacité variable allant de l'efficacité maxima à l'importance négligeable.

Elle est *très vite totale*, aux dépens de *Q. perniciosus*, dans les conditions expérimentales de températures et d'hygrométries élevées obtenues artificiellement dans le Lyonnais, région où elle *demeure insignifiante*, bien que visible certaines années seulement en fin de saison. Dans cette même région, sur *P. pentagona*, elle devient *rapidement non négligeable*, dans des conditions d'exposition favorable, alors qu'elle se présente en général, comme *faible et dispersée* dans quelques localités.

Dans la région côtière de la Méditerranée, l'efficacité d'*Aphytis* demeure limitée toute la saison, chaque année, quel que soit l'hôte proposé.

Dans les deux cas d'efficacité maxima, il s'établit au printemps une concordance entre le cycle de la cochenille et celui de son parasite. Or, ce même phénomène existe également avec *P. pentagona* comme hôte, dans la région méditerranéenne, où l'efficacité demeure pourtant réduite et comparable avec celle obtenue vis-à-vis de *Q. perniciosus*, dont le cycle présente, par rapport, à celui d'*Aphytis* une discordance printanière.

La « *coïncidence* » *intervenant au seuil de la période de multiplication de l'hôte et du parasite*, n'est donc pas la cause déterminante et exclusive de l'efficacité. Elle y *contribue*, mais *en partie*, associée aux autres facteurs, propres aux parasites, que sont leurs *exigences écologiques, caractéristiques de l'espèce.*

Celles-ci se traduisent, en particulier, par la sensibilité des stades post-embryon-

naires aux variations climatiques, la longévité des adultes en cours de saison et l'existence d'un seuil de développement qui détermine le cycle.

Lors de nos observations, l'évolution d'*Aphytis proclia* se révèle uniforme. Elle comporte normalement la manifestation successive de trois générations, à des périodes voisines pour les deux dernières, l'éclosion printanière se trouvant décalée, selon les conditions adoptées.

Mais nous venons de voir l'importance réduite donnée à la *place* occupée par le cycle du parasite vis-à-vis de celui de son hôte, au printemps. Comme *le nombre de générations* est identique, il n'intervient pas, et le *déterminisme* de l'efficacité est lié à la seule action directe du climat sur les divers stades d'*Aphytis*, où, des deux facteurs combinés : température et humidité, le dernier jouerait le rôle primordial, en période d'évolution, laissant cependant la possibilité au premier d'exercer une action limitative au cours de l'hiver.

Et c'est ainsi que dans le gradient de températures et d'hygrométries décroissantes, enregistrées entre nos divers points d'observations, nous avons relevé une diminution parallèle de l'efficacité d'*Aphytis*. Dans le Lyonnais, où elle est insignifiante, une augmentation d'hygrométrie intervenant, dans l'espace, du fait de conditions microclimatiques particulières, ou dans le temps, lors d'années ou de périodes humides telles que l'automne, tend à rendre visible l'influence du parasite par suite d'une multiplication plus tangible.

Ces variations de l'efficacité parasitaire en fonction du milieu dénotent chez *A. proclia*, une *étroite adaptation au climat*, qui amène le Chalcidien à se multiplier d'une façon optima dans une zone réduite de températures déterminées.

Cette faible tolérance d'un parasite aux conditions climatiques entrave donc les possibilités d'utilisation générale en limitant son action aux seules régions auxquelles il se montre adapté : il y assure alors la limitation constante des pullulations de son hôte. C'est le cas d'*Aphytis lingnanensis* évoluant aux dépens d'*Aonidiella aurantii* Mask., dans la bordure côtière de la Californie (Clausen, 1958).

L'adaptation au climat, n'est plus de première importance pour assurer l'efficacité des endophages. *L'hôte* intervient comme élément nouveau : *c'est l'intermédiaire capable de transmettre au parasite* qu'il héberge, *mais en les modifiant, les variations climatiques auxquelles il se trouve soumis*. Il acquiert ainsi une place prépondérante dans le déterminisme de l'efficacité de ce type parasitaire.

Efficacité des espèces endophages.

L'ensemble des résultats obtenus sur les diverses espèces rencontrées au cours de ce travail donnent aux *corrélations physiologiques hôte-parasite, une importance majeure dans la réalisation des cas d'adaptation observés*. Elles conditionnent plus ou moins étroitement, tout ou partie de l'évolution du parasite qui, dans ce dernier cas, achève son développement suivant son déterminisme propre.

La *diapause de l'hôte*, par l'arrêt de développement qu'elle impose au parasite, représente la première manifestation de l'influence de la cochenille sur le parasite associé.

C'est un phénomène reconnu par de nombreux auteurs comme le plus à même d'assurer la synchronisation du développement entre l'hôte et son parasite (Doutt, 1959). Il frappe les premiers stades larvaires, qui constituent le stade d'hiver-

nation typique des deux espèces : *A. rosae* et *Q. perniciosus*, en assurant ainsi aux deux parasites : *A. chionaspidis* et *P. perniciosi*, présents à l'état de jeunes larves ou d'œufs, leur conservation d'une année à l'autre.

Cette diapause de l'hôte, dont le déclenchement est en relation avec les conditions du milieu d'évolution, peut s'installer, selon les années, plus ou moins tôt en saison. Sa manifestation précoce tend à réduire, dès l'été, le nombre de parasites appelés à se multiplier, puis à éclore au cours des générations automnales ; elle entrave d'autant leur efficacité. Cette particularité s'observe chez les deux Chalcidiens mentionnés. Elle a été tout spécialement étudiée pour *A. chionaspidis*, chez qui elle se trouve amplifiée par le jeu du dessèchement de la plante-support de la cochenille, pour rendre négligeable en fin de saison l'importante numérique de l'hyménoptère.

Ainsi, la diapause de l'hôte, qui présence *un aspect bénéfique* pour l'espèce parasite *en assurant sa conservation, joue* au contraire, *dans certaines circonstances, contre le Chalcidien* : elle en entrave l'action, par le retard qu'elle impose à sa multiplication.

La diapause une fois levée et la reprise d'évolution amorcée chez l'hôte, celle du parasite intervient. Pourtant son développement satisfaisant reste subordonné ou non, suivant l'espèce intéressée, au franchissement chez l'hôte des divers stades successifs d'évolution.

La liaison la plus étroite se révèle entre *A. rosae* et son parasite *P. dimidiatus*, dont le développement est calqué sur celui de son hôte ; les deux insectes associés possèdent un cycle biologique comparable, comportant un nombre de générations identique. Mais l'*efficacité parasitaire attendue de ce synchronisme* des cycles évolutifs *n'est jamais totale* par suite du dessèchement du végétal-support de la cochenille-hôte, qui élimine, chaque année au début de l'été, une partie d'importance variable des populations.

Dans tous les autres cas analysés, *les parasites, une fois dégagés des ralentissements imposés par l'hôte* (diapause, atteinte d'un stade précis d'évolution, simple arrêt de développement), *croissent selon un déterminisme propre.* Celui-ci est le résultat, pour chacune des espèces, d'exigences particulières, qui se traduisent, entre autres, dans le caractère de sensibilité aux conditions hivernales des stades post-embryonnaires, dans l'existence ou non d'un stade hivernant typique, comme d'un seuil de développement défini. Dans ces conditions, le cycle évolutif des divers parasites diffère en général de celui de leur hôte par un nombre plus grand de générations. C'est le cas des espèces étudiées.

Nous avons vu qu'une modification de ce nombre de générations annuelles, par la suppression de l'une d'entre elles, la deuxième dans le cas d'*A. chionaspidis*, la première chez *P. berlesei* et *P. perniciosi*, si elle limite l'efficacité des deux premiers parasites, laisse au contraire inchangée, celle du dernier.

Si le nombre de générations du parasite apparaît comme l'un des éléments majeurs dans le déterminisme de l'efficacité, il n'est pas seul en cause, *la place occupée par la génération supplémentaire vis-à-vis du cycle de l'hôte, joue un rôle pour le moins aussi grand.*

Chez *P. berlesei*, en effet, la génération supplémentaire obtenue dans le Midi méditerranéen intervient précocement sur les jeunes femelles de l'hôte qui, reprenant leur activité, débutent leur ovogénèse. Au contraire, dans le Lyonnais, la première des quatre générations annuelles apparaît tardivement : l'éclosion des adultes qui la

constituent a lieu au moment où, la majorité des femelles de *P. pentagona* ayant achevé leur ponte, les premières larves mobiles de l'espèce se dispersent.

Par contre, chez *P. perniciosi*, où nous enregistrons une modification du nombre de générations annuelles selon les conditions du milieu, la manifestation printanière des adultes de la première se situe, dans tous les cas, avant l'apparition chez l'hôte des premières larves mobiles. Ce phénomène assure au parasite son efficacité maxima.

Mais pour les deux espèces voisines *P.* « *aurantii* » et *P. fasciata*, le nombre inférieur de générations annuelles et surtout l'époque tardive du début de la première (lors de l'apparition des premières larves mobiles de *Q. perniciosus*), rendent peu efficaces ces deux parasites. Ce résultat, comme le type de développement qui l'a précédé, est à rapprocher de l'évolution et de l'efficacité limitée, enregistrées pour *P. berlesei* dans le Lyonnais.

Des diverses espèces étudiées, seule *P. perniciosi, du fait de la régulation de son cycle imposée par l'hôte lors de l'hivernation*, manifeste une efficacité constante. Toutes les autres ont un rôle très inégal, et variable selon les régions, par suite, soit d'un cycle mal adapté à celui de leur hôte, cas le plus fréquent, soit dans celui très particulier d'*A. rosae*, de la répercussion du cycle végétatif de la plante-support de la cochenille. Mais chez cette dernière espèce, les deux phénomènes invoqués concourrent pour rendre inefficaces, le plus souvent, les divers « Encyrtides ».

Dans l'adaptation d'un endophage à son hôte, reconnue comme élément majeur de son efficacité dans tous les milieux, l'influence prépondérante de l'hôte sur celle du climat s'affirme donc durant une phase précise du cycle évolutif du parasite étudié : elle règle entièrement le développement de *P. dimidiatus*, ou gouverne l'hivernation de *P. perniciosi*, d'*A. chionaspidis*. Elle n'agit qu'incidemment par contre sur le cycle des autres Chalcidiens, qui ont en commun leur efficacité limitée.

Pouvoir s'adapter constitue donc, pour un parasite donné, l'élément le plus probant de son intérêt dans tout essai rationnel de lutte biologique dirigée.

Selon les espèces, *des deux types d'influence, celle de l'hôte et celle du climat*, qui agissent suivant des modalités que seule une étude poussée est capable de nous révéler, *l'une ou l'autre peut l'emporter*. Son importance exclusive sur le développement du parasite caractérise l'adaptation du Chalcidien à ce type de facteur. Sont adaptés plus spécialement au climat, nous l'avons vu, les ectophages, et les endophages à leur hôte.

Entre cette distinction tranchée, relative aux cas schématiques extrêmes, il existe pourtant toutes les transitions possibles où les deux facteurs qui interfèrent agissent suivant les espèces avec une intensité variable dans l'espace ou dans le temps. Ce phénomène conduit à voir, chez les endophages, leur efficacité réglée par les conditions du milieu, du fait de la prédominance dans l'échelle des valeurs de l'influence du climat sur celle de l'hôte, relative et réduite dans le temps. C'est le cas de deux espèces *P. berlesei* et *P. fasciata* particulièrement efficaces dans un climat de type méridional. Mais entre ces deux parasites, le premier du fait de sa spécificité, se montre mieux adapté à son hôte que l'autre, polyphage.

Dans les conditions de nos observations, nous avons classé les diverses espèces selon une gamme d'efficacité croissante. D'*Aphytis proclia*, où l'influence du climat est exclusive, nous passons à *P. fasciata*, où l'action de ce même facteur demeure primordiale, en laissant à l'hôte une influence réduite. Avec *P. berlesei*, l'importance

de l'hôte augmente, tout en respectant la part dominante du climat. Chez *P. perniciosi*, *P. dimidiatus* ou *A. chionaspidis*, la prépondérance de l'hôte s'affirme sur celle du climat.

Cette *compétition* entre les deux types d'influences qui gouvernent l'efficacité d'une espèce dans un milieu donné, est le premier aspect que revêt leur interaction. Mais à côté de ce phénomène, il existe également l'*étroite association* qui conduit à fragmenter certaines espèces parasites en « *races* » ou « *formes* » « *biologiques* » ou « *écologiques* » distinctes, adaptées à la fois au climat et à l'hôte. C'est le cas d'*Aphytis maculicornis* Masi, parasite de *Parlatoria oleae* (Hafez et Doutt, 1954 ; Doutt, 1954) et de *P. perniciosi* (Huba, 1958).

L'existence de ces races a suggéré l'idée de leur utilisation en entomologie appliquée par l'obtention de lignées adaptées, sélectionnées expérimentalement par élevage, car Wilkes (1942, 1947) a montré, en effet, que la sélection peut modifier les caractères biologiques d'une espèce donnée.

Cette méthode développée depuis quelques années dans divers pays (De Bach, 1958 ; Rubtsov, 1960) offre des imperfections soulignées par Wilson (1960). Elles résident principalement dans les difficultés rencontrées pour toujours définir d'une façon précise les qualités recherchées chez un ennemi naturel et le danger de voir apparaître, liés à ces qualités mêmes, d'autres caractères qui peuvent être désavantageux dans la nature.

Pour y remédier, la notion de lutte biologique restant étroitement liée à celle du milieu d'existence du parasite intéressé, il devient facile de « *tester* » en quelque sorte, *expérimentalement, les capacités du parasite* à limiter son hôte *dans un milieu naturel dont les caractéristiques principales peuvent être aisément précisées.* Il s'individualisera dans les cas les plus favorables, une lignée adaptée, qui sera efficace dans tous ces types de milieu, car cet isolement au sein d'une même espèce de lignée adaptée, reposerait, comme l'a montré Allen (1958), dans les cas des parasites de *Grapholita molesta* Busk., sur une base génétique — donc héréditaire.

Sélectionner les ennemis naturels dans le but, en les adaptant, de limiter d'une façon plus efficace les pullulations de leur hôte, est appelé à fournir à l'avenir des résultats d'une importance considérable dans la lutte menée journellement par l'homme pour la sauvegarde de ses intérêts.

RÉSUMÉ

Groupant les recherches écologiques effectuées parallèlement sur trois Cochenilles-Diaspines : *A. rosae*, *P. pentagona* et *Q. perniciosus*, cette étude tend à mettre en évidence l'influence de quelques facteurs du milieu sur les associations hôte-parasites.

Dans la première partie consacrée à la biologie de l'hôte, nous avons distingué :

— l'action respective du climat régional et du microclimat sur le cycle des trois espèces intéressées. Le premier détermine l'allure générale de l'évolution des populations ; le second représente les variations individuelles. Il modifie dans le cas de la diapause la proportion d'insectes qui réagissent normalement à l'action directe du climat ;

— l'influence des conditions microclimatiques locales sur le comportement propre aux individus de chaque sexe, dans la répartition des Cochenilles sur le végétal-hôte ;

— les modalités de la ponte, de son déterminisne. La suppression temporaire ou définitive des mâles trouble l'ovogénèse pour entraîner une variation dans le rapport des sexes et interdire à la limite toute descendance ; elle perturbe également chez la femelle l'activité sécrétrice (formation du bouclier), et le comportement.

— l'action prépondérante de l'alimentation sur la régularité du développement, en fournissant à l'insecte des supports végétaux variés.

Parmi les facteurs réglant la pullulation des trois espèces, le milieu physique intervient par l'intermédiaire de la mortalité naturelle climatique. Elle se manifeste au cours de l'hiver, au seuil du printemps et durant l'été. Son action bien que sensible, suivant l'espèce, selon les années ou les localités demeure cependant insuffisante pour limiter d'une façon nette et constante la multiplication de ces Diaspines dans les régions naturelles envisagées.

Dans le cas d'*A. rosae*, le végétal-hôte, autre facteur du milieu, joue un rôle particulier par suite de son dessèchement. Il intervient chaque année durant la même période, mais ses modalités varient selon les conditions climatiques et locales. Il en résulte des différences sensibles dans l'importance numérique des populations, à l'automne. Ce dessèchement, selon sa place par rapport aux cycles biologiques de la Cochenille et de ses parasites peut, en effet, limiter ou permettre la multiplication des antagonistes en présence de façon indépendante. Le résultat de cette interaction est, dans ces conditions, l'irrégularité de l'efficacité des ennemis naturels. Le cas le plus typique à cet égard est celui d'*Arrhenophagus chionaspidis*.

Les parasites étudiés ont été les suivants :

— avec *A. rosae* comme hôte : *A. citrinus*, *P. dimidiatus*, *A. chionaspidis*, *A. aulacaspidis*, *A. microphagus et T. typica* ;

— avec *Q. perniciosus* : *A. proclia*, *A. citrinus* et *P.* « *aurantii* » ; *P. perniciosi* et *P. fasciata* ;

— avec *P. pentagona* : *A. proclia* et *P. berlesei*.

Leur importance numérique vis-à-vis de leur hôte, leur répartition dans l'espace et le temps, montrent que la multiplication de chacun est régie par deux groupes de facteurs complexes : le facteur « climat » et le facteur « hôte », soumis également à l'action du premier.

L'interférence de ces deux influences conduit à l'observation dans chacune des biocénoses de phénomènes biologiques parallèles, dont quatre ont été tout spécialement analysés. Ce sont :

— Le comportement de ponte.

Dans tous les cas analysés, le premier facteur nécessaire à la ponte est la présence d'une Cochenille vivante. Chez certains endophages, le choix se fait alors de plus en plus restreint : nécessité d'une espèce donnée quel qu'en soit le stade, ou présence, dans cette espèce, d'un stade précis d'évolution.

Par contre, chez les ectophages du genre *Aphytis*, la limitation de la polyphagie n'est plus physiologique ; elle est d'ordre mécanique par suite de l'impossibilité que possèdent les espèces de transpercer le bouclier de leur hôte.

— Le déterminisme de la croissance endoparasitaire.

La présence d'un hôte vivant, en cours d'évolution continue assure aux parasites une croissance normale. L'arrêt de développement obtenu chez l'hôte par la diapause ou par un changement de végétal-support, a sa répercussion immédiate sur le parasite : sa croissance s'arrête. Elle ne peut reprendre que sous l'influence d'une stimulation physiologique liée à l'apparition d'une substance diffusant dans l'hôte au moment de la mue. Cette action stimulatrice la fait assimiler à une hormone de croissance.

— Le parasitisme secondaire.

Cette particularité biologique existe d'une façon constante chez certaines espèces, mais elle est accidentelle chez d'autres. Dans tous les cas, l'œuf pondu dans ces conditions, est assuré d'une descendance mâle.

— La compétition pour la possession d'un même hôte.

Dans les deux cas étudiés, compétition intergénérique (*Aphytis proclia-Prospaltella berlesei*), et compétition interspécifique (*P. perniciosi-P. fasciata*), l'équilibre qui intervient normalement entre les deux Aphélinides se voit rompu au profit de l'un deux par une modification du milieu extérieur. Le sens de la compétition varie par suite de l'existence, chez ces parasites, d'exigences écologiques précises. Il en résulte une répartition géographique différente des espèces en présence.

Ces diverses précisions apportées aux mécanismes des associations hôte-parasites, permettent l'interprétation de l'efficacité des ennemis naturels en fonction du climat.

La première condition de cette efficacité réside dans le synchronisme d'apparition ou « *coïncidence* » dans l'espace et dans le temps, du parasite et du stade-hôte favorable à la ponte.

Avec les ectophages tels ceux du genre *Aphytis*, il y a indépendance entre l'évolution de l'hôte et celle du Chalcidien, mais chez tous les endophages rencontrés, la dépendance des parasites avec l'hôte est plus ou moins étroite.

Dans le cas d'*Aphytis proclia*, la coïncidence intervenant au seuil de la période de multiplication de l'hôte et du parasite, n'est pas la cause déterminante et exclusive de l'efficacité. Elle y contribue, mais en partie, associée aux exigences écologiques caractéristiques de l'espèce. Et les variations de l'efficacité parasitaire enregistrées dénotent donc chez *A. proclia* une étroite adaptation au climat.

Chez les endophages, les corrélations physiologiques hôte-parasites ont une importance majeure dans les cas d'adaptation observés.

Les larves du parasite une fois dégagées des ralentissements imposés par l'hôte : élimination de la diapause, atteinte d'un stade précis d'évolution, levée d'un simple arrêt de développement, croissent selon un déterminisme propre. Celui-ci, résultat d'exigences particulières, entraîne pour le parasite un cycle biologique comportant un nombre plus grand de générations que chez la Cochenille. Ce nombre, et surtout la place occupée par la génération supplémentaire vis-à-vis du cycle de l'hôte, jouent un rôle primordial dans l'efficacité pratique. C'est le cas de *P. berlesei* dont une génération supplémentaire apparaît dans le Midi méditerranéen très tôt au printemps, durant une période où l'hôte hivernant au stade femelle reprend son activité. Cette précocité d'attaque offre aux adultes de *Prospaltella* la possibilité de limiter la descendance de l'hôte en supprimant, en totalité ou en partie, la ponte chez les femelles parasitées.

L'interaction des deux types d'influences, celle de l'hôte et celle du climat qui règle l'efficacité parasitaire peut revêtir deux aspects : la compétition ou l'étroite association.

Dans le premier cas, nous tendons à l'obtention d'espèces adaptées soit au climat (*Aphytis* sp.), soit à leur hôte (*P. perniciosi*), entre lesquelles, nous observons pourtant toutes les transitions, où les deux facteurs qui interfèrent agissent selon les espèces avec une intensité variable dans l'espace ou dans le temps.

Mais l'association des facteurs conduit à fragmenter certaines espèces parasites en « races » biologiques ou écologiques distinctes, adaptées à la fois au climat et à l'hôte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACKERMANN A. J., 1923. Preliminary report on Control of San José Scale with lubricating oil emulsion. *U. S. Dept. Agric. Circ. Washington* **263**, 18 p.

ANDREWARTHA H. G., BIRCH L. C., 1954. The distribution and abundance of animals. *Univ. Chic. Press. Chicago*, 782 p.

D'AGUILAR J., ALLEGRET P., VASSEUR R., 1948. Premières observations sur les parasites du Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* COMST.) dans le Lyonnais. *Ann. Epiph.*, **14**, 59-65.

ALLEN H. W., 1958. Évidence of adaptive races among oriental fruit moth parasites. *Proc. 10 th. Int. Cong. Ent.*, 1956, **4**, 743-749.

BALACHOWSKY A. S., 1930. Quelques Hyménoptères Chalcidiens parasites de Coccides recueillis dans les Alpes-Maritimes et le Var durant l'année 1929. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. France*, **17**, 218-221.

BALACHOWSKY A. S., 1932. Étude biologique des Coccides du bassin occidental de la Méditerranée. *Lechevalier, Paris*, 214 p.

BALACHOWSKY A. S., 1939. Les Cochenilles III. Reproduction. Développement embryonnaire. Développement post-embryonnaire. *Hermann et Cie, Paris*, 113 p.

BALACHOWSKY A. S., 1950. Les Cochenilles de France, d'Europe, du Nord de l'Afrique et du Bassin méditerranéen. V. *Hermann et Cie, Paris*, 163 p.

BALACHOWSKY A. S., 1954. Les Cochenilles paléarctiques de la tribu des Diaspidini. *Mém. Sci. Inst. Pasteur, Paris*, 450 p.

BÉNASSY C., 1955. Remarques sur deux Aphelinides : *Aphytis mytilaspidis* LE BARON et *Aphytis proclia* WALKER. *Ann. I. N. R. A., Sér. C., Epiph.*, **5**, 11-17.

BÉNASSY C., 1956. Observations sur la biologie d'*Aspidiotiphagus citrinus* CRAW. (Hym. *Chalcidoïdea Aphelinidae*). *Bull. Soc. Ent. France*, **61**, 103-106.

BÉNASSY C., 1957. Influence du facteur « Exposition » sur la répartition des microhyménoptères parasites de *Coccoïdea Diaspididae*. *Entomophaga*, **2**, 283-291.

BÉNASSY C., 1958*a*. Influence de l'hôte dans la croissance endoparasitaire de quelques Hyménoptères Chalcidiens parasites de Cochenilles-Diaspines. *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 179-181.

BÉNASSY C., 1958*b*. Influence de l'accouplement et de la fécondation sur la différenciation du sexe et la formation du bouclier protecteur chez *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. (*Homoptera-Diaspidinae*). *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 649-652.

BÉNASSY C., 1958*c*. *Prospaltella berlesei* HOW. (Hym. *Aphelinidae*) et son efficacité pratique en France vis-à-vis de *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. (Hom. *Diaspidinae*). *Entomophaga*, **3**, 67-70.

BÉNASSY C., 1958*d*. Remarques sur l'écologie de *Quadraspidiotus perniciosus* COMST. dans le Midi méditerranéen. (*Hom. Diaspidinae*). *Entomophaga*, **3**, 93-108.

BÉNASSY C., 1958*e*. Étude bio-écologique de *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. et de son parasite spécifique *Prospaltella berlesei* HOW. en France. *Ann. I. N. R. A., Sér. C., Epiph.*, **9**, 425-496.

BÉNASSY C., 1959*a*. Remarques écologiques sur la Cochenille du rosier *Aulacaspis rosae* BOUCHÉ (*Homoptera-Diaspidinae*) attaquant le Framboisier dans le Sud-Est de la Provence. *C. R. Acad. Agric.*, **45**, 421-424.

BÉNASSY C., 1959*b*. Modalités du parasitisme chez *Thomsonisca typica* MERCET (Hyménoptère, Chalcidien, Encyrtide). *C. R. Acad. Sci.*, **247**, 1899-1901.

BÉNASSY C., BIANCHI H., 1960. Sur l'écologie de *Prospaltella perniciosi* TOWER (Hym. *Aphelinidae*), parasite spécifique importé de *Quadraspidiotus perniciosus* COMST. (Hom. *Diaspidinae*). *Entomophaga*, **5**, 165-181.

BENNETT F. D., BROWN S. W., 1958. Life history and sex determination in the Diaspine Scale *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. *(Coccoïdea)*. *Canad. Ent.*, **40**, 317-325.

BERLESE A., 1896. Le Cocciniglie italiane viventi sugli agrumi. Parte III, I Diaspiti. *Rev. Path. Veg.*, **4**, (1-2), **5** (1-4).
BERLESE A., 1915. La destruzione della *Diaspis pentagona* a mezzo della *Prospaltella berlesei*. *Redia*, **10**, 151-218.
BILIOTTI E., 1955. Vie endoparasitaire et diapause chez *Phryxe secunda* BB. *C. R. Acad. Sci.*, **240**, 915-916.
BILIOTTI E., 1958. Éléments de la spécificité parasitaire chez les Tachinaires. *Proc. 10 th. Int. Congr. Ent.*, 1956, **4**, 751-757.
BLISS C. I., CRESSMANN A. W., BROADBENT B. M., 1935. Productivity of the Camphor Scale and the biology of its eggs and crawler stages. *J. Agric. Res.*, **50**, 243-266.
BODENHEIMER F. S., 1938. Problems of animal ecology. *Oxford Univ. Press.*, 183 p.
BODENHEIMER F. S., 1951. Citrus entomology in the middle East with special references to Egypt, Iran, Irak, Palestine, Syria, Turkey. *Vitgeverij Dr. W. Junk' S-Gravenhage*, 186-350.
BÖHM H., 1951. Untersuchungen über die San José Schildlaus *Quadraspidiotus perniciosus* COMST. *Pflanzensch. Ber.*, **6**, 66-76.
BÖHM H., 1955. 25 Jahre San José Schildlaus (*Q. perniciosus* COMST.) in Osterreich. *Tatigkeitsbericht 1951-1955, Bundesanstalt für Pflanzenschutz Wien.*
BRÈTHES J., 1914. Description d'un nouveau *Prionomitus* du Chili. *Ann. Zool. Applic.*, **1**, 29-30.
BROWN C. E., 1958. Dispersal of the pine needle scale, *Phenacaspis pinifoliae* FITCH. (*Diaspididae* : *Homoptera*). *Canad. Ent.*, **90**, 685-690.
BROWN C. E., 1959. Reproduction of the pine needle scale, *Phenacaspis pinifoliae* FITCH. (*Homoptera-Diaspididae*). *Canad. Ent.*, **91**, 529-535.
BROWN S. W., BENNETT F. D., 1957. On sex determination in the Diaspine scale *Pseudaulacaspis pentagona* TARG. (*Coccoidea*). *Genetics*, **42**, 510-523.
BURNETT T., 1948. Modal temperatures for the Greenhouse Whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) and its parasite *Encarsia formosa*. *Ecology*, **29**, 181-187.
BURNETT T., 1959. Experimental host parasite populations. *Ann. Rev. Ent.*, **4**, 235-250.
CARNEGIE A. J. M., 1957. Observations on the behaviour of crawlers of *Lepidosaphes beckii* NEWN. (*Hom. Diaspidinae*). *J. Ent. Soc. S. Afr.*, **20**, 164-169.
CHAPMAN R. N., 1931. Animal ecology. *Mc Graw. Hill Book C°*, 464 p.
CLAUSEN C. P., 1940. Entomophagous Insects. *Mc Graw. Hill. Book C°, New York and London*, 688p.
CLAUSEN C. P., 1958. Biological control of insect pests. *Ann. Rev. Ent.*, **3**, 291-310.
DANIEL D. M., 1932. *Macrocentrus ancylivorus* ROHWER, a polyembryonic Braconid parasite of the Oriental Fruit Moth. *Tech. Bull. N. Y. St. Agr. Expt. Sta.*, **187**, 101 p.
DE BACH P., 1951. The necessity for an ecological approach to pest control on *Citrus* in California. *J. Econ. Ent.*, **44**, 443-447.
DE BACH P., FISHER T. W., LANDI J., 1955. Some effects of meteorological factors on all stages of *Aphytis lingnanensis*, a parasite of the California Red Scale. *Ecology*, **36**, 743-753.
DE BACH P., 1956. Relative efficacy of the Red Scale parasites *Aphytis chrysomphali* MERCET and *Aphytis* « A » on *Citrus* trees in Southern California. *Boll. Lab. Zool. Portici*, **33**, 134-151.
DE BACH P., 1958. Selective breeding to improve adaptations of parasitic insects. *Proc. 10 th. Int. Congr. Ent.*, 1956, **4**, 759-767.
DE BACH P., SISOJEVIC P., 1960. Some effects of temperature and competition on the distribution and relative abundance of *Aphytis lingnanensis* and *A. chrysomphali* (*Hymenoptera* : *Aphelinidae*). *Ecology*, **41**, 153-160.
DE BACH P., 1960 *a*. Biological control of the California Red Scale, *Aonidiella aurantii* MASK. on *Citrus* around the world. *Proc. 11 th. Int. Congr. Ent. Wien.*
DE BACH P., 1960 *b*. The importance of taxonomy to biological control as illustrated by the cryptic history of *Aphytis holoxanthus* n. sp. (Hymenoptera : Aphelinidae), a parasite of *Chrysomphalus aonidum*, and *Aphytis coheni* n. sp., a parasite of *Aonidiella aurantii*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **53**, 701-705.
DOUTT R. L., 1954. An evaluation of some natural enemies of the Olive Scale. *J. Econ. Ent.*, **47**, 39-43.
DOUTT R. L., 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. *Ann. Rev. Ent.*, **4**, 162-182.
EZZAT Ph. D., 1957. Biological studies on the Olive Scale (*Parlatoria oleae* COLVEE). *Hemiptera. Homoptera. Coccoidea. Diaspididae. Bull. Soc. Ent. Egypte*, **41**, 351-363.
FERRIÈRE Ch., FAURE J., 1924. Sur *Trichogramma evanescens* WESTW. parasite des œufs de *Pieris brassicae* L. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. France*, **11**, 104-108.
FERRIÈRE Ch., 1949. Notes sur quelques Encyrtides de la Suisse (*Hym. Chalcidoidea*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **22**, 369-384.
FERRIÈRE Ch., 1953. Encyrtides paléarctiques (*Hym. Chalcidoidea*). Nouvelle table des genres avec notes et synonymies. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **26**, 1-45.
FERRIÈRE Ch., 1955. Encyrtides nouveaux ou peu connus (*Hym. Chalcidoidae*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **28**, 115-136.
FLANDERS S. E., 1936. A biological phenomenon affecting the establishment of *Aphelinidae* as parasites. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **29**, 251-255.
FLANDERS S. E., 1937. Ovipositional instincts and developmental sex differences in the Genus *Coccophagus*. *Calif. Univ. Publ. Ent.*, **6** (15), 401-422.
FLANDERS S. E., 1939. A Black Scale parasite with promising qualities. *J. Econ. Ent.*, **32**, 152.
FLANDERS S. E., 1942. The introduction of *Physcus testaceus* MASI. into California. *J. Econ. Ent.*, **35**, 290-291.
FLANDERS S. E., 1944. Indirect hyperparasitism and observations on three species of indirect hyperparasites. *J. Econ. Ent.*, **36**, 921-926.
FLANDERS S. E., 1951. Mass culture of California Red Scale and its Golden Chalcid parasites. *Hilgardia*, **21**, 42 p.

FLANDERS S. E., 1952. Biological observations on parasites of the Black Scale. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **45**, 543-549.
GEIER P., 1949. Contribution à l'étude de la Cochenille rouge du poirier (*E. leperii* SIGN.) en Suisse. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. France*, **28**, 177-261.
GEIGER R., 1950. The climate near the ground. *Harvard Univ. Press.*, 482 p.
GENTILE A. G., SUMMERS F. M., 1958. The biology of San José Scale on peaches with special reference to the behaviour of males and juveniles. *Hilgardia.*, **27**, 269-285.
GODARD M., 1949. Microclimats et mésoclimats du point de vue agronomique. *Ann. Agron.*, **19**, 578-604.
GRISWOLD G. H., 1925. A study of the Oyster-Shell Scale (*Lepidosaphes ulmi*) and of one of its parasites *Aphelinus mytilaspidis* LE BARON. *Cornell. Univ. Agric. Exp. Sta. Mem.*, **93**, 67 p.
HABIB A., KHALIFA A., 1957. Population studies on the Black Scale *Chrysomphalus ficus* ASHMEAD : I. The distribution of population in a wild infestation. *Bull. Soc. Ent. Egypte*, **41**, 627-653.
HAFEZ M., DOUTT R. L., 1954. Biological evidence of sibling species in *Aphytis maculicornis* MASI. *Hymenoptera, Aphelinidae. Canad. Ent.*, **86**, 90-96.
HALL W. J., FORD W. K., 1933. Notes on some *Citrus* insects in Southern Rhodesia. *Publ. Brit. S. Afr. Co.*, **2**, 1-51.
HOLLOWAY J. K., 1960. The role of synchronization time and space in biological control. *Proc. 11 th. Int. Congr. Ent., Wien.*
HUBA A., 1958. Effektivität einer Introduktion von Parasiten der San José Schildlaus in der Tschechoslowakei. *Trans. I. Int. Conf. Insect Path. Biol. Control. Praha.*, 395-404.
HUGUES-SCHRADER S., 1948. Cytology of Coccids (*Coccoidea-Homoptera*). *Adv. Genet.*, **2**, 127-203.
IMMS A. D., 1931. Recent advances in Entomology. *J. and A. Churchill, London*, 374 p.
IMMS A. D., 1957. A general textbook of entomology. *Methuen and C° Ltd., London*, 624 p.
JONES E. P., 1936 .The bionomics and ecology of Red Scale *Aonidiella aurantii* MASK. in Southern Rhodesia. *Publ. Brit. S. Afr. Co.*, **5**, 11-52.
JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire ; étude relative à quelques hyménoptères (*Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae*). parasites de divers coléoptères inféodés aux crucifères. *Thèse, Fac. Sci. Paris*, 1960, 223 p.
KHALIFA A., HABIB A., 1958. Population studies on the Black Scale *Chrysomphalus ficus* ASHMEAD. II. Interactions of factors affecting distribution of population (*Hemiptera-Homoptera-Coccoidea*). *Bull. Soc. Ent. Egypte*, **42**, 449-459.
KOSTARAB M., 1959. Biological notes on the Scale insects of Hungary. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **52**, 401-420.
LABEYRIE V., 1958. Importance du superparasitisme et son élimination chez *Microgaster globatus* NEES. (Insecte hyménoptère braconide). *C. R. Acad. Sci.*, **246**, 3116-3118.
LABEYRIE V., 1959. Sur un processus d'élimination des *Diadromus varicolor* WSM. (*Ins. Hyménoptère*) en surnombre dans les chrysalides d'*Acrolepia assectella* ZELL. (*Ins. Lépidoptère*). *C. R. Acad. Sci.*, **248**, 845-848.
LABEYRIE V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes : I. Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* Z. sur la multiplication d'un hyménoptère *Ichneumonidae* (*Diadromus* sp.) *Thèse, Fac. Sci. Paris*, 1960, *Monogr. Entomophaga*, 193 p.
LAPORTE M. L., 1949. Les parasites de *Chrysomphalus ficus* ASHM. (*Hom. Coccoidea*) en Algérie. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. France*, **28**, 150-158.
LEES A. D., 1955. The physiology of diapause in Arthropods. *Cambridge Univ. Press.*, 150 p.
LLYOD D. C., 1940. Host selection by Hymenopterous parasites of the Moth, *Plutella maculipennis* CURTIS. *Proc. Roy. Soc.* (*B*), **128**, 451-484.
LUDICKE M., 1950. Uber biologische Besonderheiten der San José Schildlaus in Zusammenhang mit Phosphorsäureestern. *Höfchenbriefe*, **3**, 17-32.
MARCHAL P., 1906. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. II. Les Platygasters. *Arch. Zool. Exper. Gén.*, 4e série, **4**, 156 p.
MARCHAL P., 1909. Observations biologiques sur *Archenomus bicolor* HOW. parasite des *Aspidiotus*. *Bull. Soc. Ent. France*, **14**, 144-145.
MARCHAL P., 1936. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites : les *Trichogrammes*. *Ann. Epiph.*, **2**, 448-551.
MARLATT C. L., 1906. The San José or Chinese Scale. *U. S. Dept. Agric. Bur. Ent. Bull.*, **62**.
MERCET R. G., 1921. Fauna Iberica, Hymenopteros, Fam. Encirtidos. *Inst. Nac. Ciencias, Madrid*, 732 p.
MESNIL L. P., 1949. Remarques sur quelques Diaspines du pin silvestre ou du genévrier et leurs parasites. *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. France*, **28**, 73-97.
MESSENGER R. S., 1959. Bioclimatic studies with insects. *Ann. Rev. Ent.*, **4**, 183-206.
MILNE A., 1957. The natural control of insect populations. *Canad. Ent.*, **89**, 193-213.
MILNE A., 1959. Weather, enemies and natural control of insect populations. *J. Econ. Ent.*, **52**, 532-533.
MILNE A., 1960. On a theory of natural control of insect population. Discussion group of the I. U. F. R. O. on Population Dynamics. *Zurich.*
MUMA M. H., 1955. Factors contributing to the natural control of *Citrus* insects and mites in Florida. *J. Econ. Ent.*, **48**, 432-438.
NICHOLSON A. J., 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, **2**, 132-178.
NICHOLSON A. J., 1960. Population regulation : terminology and mathematical models. Discussion group of the I. U. F. R. O. on Population Dynamics. *Zurich.*
OSBURN M. R., MATHIS W., 1946. Effects of cultivation on Florida Red Scale populations. *J. Econ. Ent.*, **39**, 571-574.

PARKER H. L., 1924. Recherches sur les formes post-embryonnaires des Chalcidiens. *Ann. Soc. Ent. France*, **93**, 261-379.
PEPPER J. H., 1955. The ecological approach to management of insect populations. *J. Econ. Ent.*, **48**, 451-456.
PESSON P., 1950. Sur un phénomène de phorésie des spermatozoïdes par des cellules oviductaires chez *Aspidiotus ostreaeformis* CURT. (*Hemiptera-Homoptera-Coccoidea*). *C. R. 8e Congr. Int. Ent.* 1948, 566-570.
POPOVA A. J., 1938. The San José Scale. *Plant. Prot.*, Leningrad, **17**.
POUTIERS R., 1919. Note sur *Prospaltella berlesei* HOW. (*Hym. Chalcididae*), parasite de *Diaspis pentagona* TARG. *Bull. Soc. Ent. France*, **24**, 334-335.
RICE P. L., 1937. A study of the insect enemies of the San José Scale (*Aspidiotus perniciosus* COMST. with special reference to *Prospaltella perniciosi* TOWER. *Ohio St. Univ. Abs. Doctor's Diss*; **24**, 267-278.
RUBTSOV I. A., 1960. Variability and selection of entomophagous insects. *Zool. Zh.*, **39**, 641-654.
SALT G., 1941. The effects of hosts upon their insect parasites. *Biol. Rev.*, **16**, 239-264.
SCHNEIDER F., 1950*a*. Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* GRAV. (*Hym. Ichneum.*) in uni-oligo-und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapauselarven durch *Diplazon pectoratorius* GRAV. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **23**, 155-194.
SCHNEIDER F., 1950*b*. Die Abwehrreacktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Viertelj. Naturf. Ges. Zurich*, **95**, 22-44.
SCHMUTTERER H., 1953. Ergebnisse von Zehrwespenzuchten aus Schildlaüsen (*Hymenoptera* : *Chalcidoidae*) 1 Teil. *Beit. Ent.*, **3**, 55-69.
SCHMUTTERER H., 1955. Ergebnisse von Zehrwespenzuchten aus Schildlaüsen (*Hymenoptera* : *Chalcidoidae*) 2 Teil. *Beit. Ent.*, **5**, 510-521.
SCHVESTER D., 1956. Rapports écologiques entre les Cochenilles-Diaspines et leurs plantes-hôtes. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **55**, 29-38, 72-85.
SCHWEIG C., GRUNBERG A., 1936. The problem of the Black Scale. (*Chrysomphalus ficus* ASHM.) in Palestine. *Bull. Ent. Res.*, **27**, 677-713.
SCHWERDTFEGER F., 1941. Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. Ang. Ent.*, **28**, 254-303.
SIMMONDS F. J., 1948. Some difficulties in determining by means of field samples the true value of parasitic control. *Bull. Ent. Res.*, **39**, 435-440.
SMITH H. S., 1916. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects. *J. Econ. Ent.*, **9**, 477-486.
SMITH H. S., COMPERE H., 1920. The life-history and successful introduction into California of the Black Scale parasite *Aphycus lounsburyi* HOW. *Calif. Dept. Agric. Mthly Bull.*, **9**, 310-320.
SMITH H. S., COMPERE H., 1928. A preliminary report on the insect parasites of the Black Scale *Saissetia oleae* BERN. *Calif. Univ. Pub. Ent.*, **4**, 231-334.
SMITH J. M., 1957. Effects of the food plant of California Red Scale *Aonidiella aurantii* MASK. on reproduction of its Hymenopterous parasites. *Canad. Ent.*, **89**, 219-230.
SOLOMON M. E., 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, **18**, 1-35.
STAFFORD E. M., 1947. Possible Control of some insects by killing the males. *J. Econ. Ent.*, **40**, 278.
SUTER P., 1932. Untersuchungen über Körperbau, Entwicklungsgang und Rassendifferenzierung der Kommaschildlaus, *Lepidosaphes ulmi L.*. *Mitt.. Schweiz. Ent. Ges.*, **15**, 347-420.
TAYLOR T. H. C., 1936. The campaign against *Aspidiotus destructor* SIGN. in Fiji. *Bull. Ent. Res.*, **26**, 1-100.
TAYLOR T. H. C., 1955. Biological control of insect pests. *Ann. Appl. Biol.*, **42**, 190-196.
THALENHORST W., 1951. Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Eine synökologische Studie. *Z. Ang. Ent.*, **32**, 1-48.
THOMPSON W. R., 1944. A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Sect I, Pt. 3. *Hemiptera. Belleville, Canada.*
TIMBERLAKE P. H., 1913. Preliminary report on the parasites of *Coccus hesperidum* in California. *J. Econ. Ent.*, **6**, 293-303.
TIMOFEIEVA T. W., 1937. Angaben über die Biologie der kalifornischen Schildlaus unter den Bedingungen Ostgeorgiens. In dem Sammelwerk « Die kalifornische Schildlaus unter den Bedingungen der UdSSR. » *Landwirtschaftl. Staatsverlag, M.-L..*
TOWER D. G., 1914. Notes on the life history of *Prospaltella perniciosi* TOWER. *J. Econ. Ent.*, **7**, 422-432.
TREMBLAY E., 1958. Ovoviviparita, comportamente delle femmine vergini, sesso delle larve e ghiandole cefaliche larvali della *Diaspis pentagona* TARG.. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici*, **16**, 215-246.
TREMBLAY E., 1959. Osservazioni sui due tipi di uova e sulla origine dei micetociti nella *Diaspis* (= *Pseudaulacaspis*) *pentagona* TARG.. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici*, **17**, 51-88.
TSCHUMAKOVA B. M., 1957. Parasites of the Coccids in the maritime territory. *Zool. Zh.*, **36**, 533-547.
ULLYETT G. C., 1946. Red Scale on *Citrus* and its control by natural factors. *Farm. S. Afr.*, **25**, 5 p.
UVAROV B. P., 1931. Insects and Climate. *Trans. Roy. Ent. Soc.* (*London*), **79**, 1-247.
VARLEY G. C., 1957. Ecology as an experimental science. *J. Anim. Ecol.*, **26**, 251-262.
VARLEY G. C., 1960. A note on density dependent factors and their effects. Discussion group of the I. U. F. R. O. on Population Dynamics, *Zurich.*
VASSEUR R., 1932. Sur la biologie et l'écologie des Coccides nuisibles aux Aurantiacées sur la Côte Caucasienne de la Mer Noire. *Plant. Prot. Batoum*, **16**.
VASSEUR R., BÉNASSY C., 1953. Sur la faune parasitaire du Pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* COMST.) dans la région lyonnaise et ses relations avec les conditions climatiques. *Ann. I. N. R. A., Sér. C., Epiph.*, **4**, 283-290.
VASSEUR R., SCHVESTER D., 1957. Biologie et écologie du Pou de San José, (*Quadraspidiotus perniciosus* COMST.) en France. *Ann. I. N. R. A., Sér C., Epiph.*, **8**, 5-66.

VAYSSIÈRE P., 1918. Existence en France du *Diaspis pentagona*. *Bull. Soc. Ent. France*, **23**, 242-243.
VAYSSIÈRE P., 1926. Contribution à l'étude biologique et systématique des Coccidae. *Ann. Epiph.*, **12**, 197-382.
VOLTERRA V., 1926. Variazoni e fluttuzioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Ac. Naz. Lincei*, **6**, 31-113.
WILKES A., 1942. The influence of selection on the preferendum of a Chalcid (*Microplectron fuscipennis* ZETT.) and its significance in the biological control of an insect pest. *Proc. Roy. Soc.* (*London*) *B*, **130**, 400-415.
WILKES A., 1947. The effect of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites. *Proc. Roy. Soc.* (*London*) *B*, **134**, 227-245.
WILSON F., 1960. The future of biological control. *Rep. 7 th. Comm. Ent. Conf.*, 72-79.

Le Directeur Gérant : M. L. CAGNAC.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 29-11-1961

Dépôt légal : 4e trimestre 1961 *N° d'impression : 68*